

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Biología Animal I (Zoología)



TESIS DOCTORAL

**Alimentación de la merluza europea (*Merluccius merluccius*
L.) en el Mar Cantábrico**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Francisco Velasco Guevara

DIRECTOR:

Luis Ignacio Olaso Toca

Madrid, 2015



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE
5325629743

T 597
VEL
ali



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Alimentación de la merluza europea
(*Merluccius merluccius* L.)
en el Mar Cantábrico

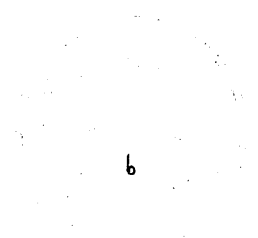
Memoria para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas
presentada por

D. Francisco Velasco Guevara

Director: Dr. Ignacio Olaso Toca

Tutor: Dr. Jesús Benito Salido

Santander, Enero 2007



635707446

Para Marián, siempre.

*Y para Aimara, que con su llegada aceleró el
nacimiento de esta tesis, tantas veces pospuesto.*

A la memoria de mi padre José Luis.

Agradecimientos: De puertas, caminos y por supuesto barcos

Esta Tesis empezó a gestarse allá por 1990, cuando hice mi primera campaña analizando contenidos estomacales; aunque, vueltas da la vida, no se centró en la alimentación de la merluza hasta 1995, y no ha cristalizado hasta ahora. Este larguísimo camino hace incontables las personas que, de una manera u otra, consciente o no, han colaborado en ella. Agradecémoslo a todos como es debido me llevaría ríos de tinta y bosques de papel, procuraré citar a aquellos cuya aportación ha sido más importante para que ella y yo viéramos tierra al final de esta singladura. Olvidaré a muchos (los bosques lo agradecerán) y yo no os estoy menos agradecido.

El Dr. Ignacio Olaso ha sido mucho más que el director de esta Tesis Doctoral, él me introdujo, me ha guiado, acompañado y cuando ha hecho falta empujado, por las relaciones tróficas y mi vida científico-profesional. Por el camino ha pasado de la ciencia y el trabajo a la amistad, sin él no sólo no existiría esta tesis doctoral, sino que tampoco mi trabajo y mi vida serían tal como son, por ello grande es mi deuda con él, e igual de grande es mi agradecimiento y aprecio por él.

El Dr. Jesús Benito, además del tutor de esta tesis, fue, como profesor de "Zoología General" y luego "de Invertebrados no Artrópodos", el responsable de mis primeras visitas a Santander, con ello llamó a la puerta de mi curiosidad por la mar, entonces orillas, playas y arenales. En la Universidad Complutense de Madrid tengo que agradecer también la eficiente labor, entre arqueológica y burocrática, de Juan P. Zaballos para recuperar mi expediente del pasado y franquearme la puerta a su tramitación para que pudiera presentarla sin muchas demoras.

El Dr. Gerardo García-Castrillo fue quien me abrió la puerta de la biología marina y encendió la luz aquí/allí en Santander. Pero además se esforzó por darme, tanto a mí como a otros muchos, una primera oportunidad desde el Museo Marítimo del Cantábrico y a través de "La Sociedad Cantábrica de Historia Natural" y "La Asociación Científica de Estudios Marinos".

Niels G. Andersen y Jørgen Riis-Vestergaard, además de acogerme durante mi estancia en el "North Sea Centre" en Hirsthals, me enseñaron en el proyecto CORMA lo necesario para las estimaciones del consumo, cómo hacerles lavados de estómago a los peces y su utilidad. Por su parte Louize Hill, también dentro del proyecto CORMA, recorrió conmigo el camino del lado portugués, y además realizó las determinaciones del contenido energético de muchas de las presas de merluza, datos que utilizo en el capítulo del consumo. Sin ellos el Capítulo 7 no habría llegado a puerto.

Nérida Pérez me enroló en el proyecto de Descartes y con él la oportunidad de los muchos embarques en comerciales, de los que salieron los datos para el trabajo sobre la variación trimestral y las estimaciones del consumo. Y aquí tengo que abrir un largo agradecimiento para todos los barcos, y sus tripulaciones, en los que embarcamos en el 93 y el 94. Muchos ya no existen, otros descansan en el fondo del mar: Alkartegui, Amuko, Anjo, Bella Cantábrica, Hermanos Peñil, Lolo el Nin, Marino Primero, Menéndez Valdés, Rafael, Ruiz Gochi-Bi, Salvador Padre, Valdés Vega... En aquellos embarques me acompañaron, despertaron para los lances nocturnos y compartieron el pescado fresco con que nos agasajaban a bordo: Pepe Zabala y Antonio Punzón, quien además realizó los embarques del final del año 94 analizando el los contenidos estomacales con Izaskun Preciado.

En las Campañas Demersales tengo que dar las gracias al Dr. Paco Sánchez, entonces a cargo de su organización, que además, junto con Ignacio Olaso, hizo posible que siempre hubiera dos o tres personas a bordo abriendo estómagos en el laboratorio húmedo hasta bastante después de la cena. Han sido unas cuantas campañas y unas cuantas personas abriendo estómagos: Ignacio Olaso,

Enrique Rodríguez-Marín, Antonio Punzón, Pepe Zabala, Gerardo García-Castrillo, Izaskun Preciado, Cristina Rodríguez, M^a Ángeles Pérez... y muchas más rellenando estadios de nombres raros y transcripciones aún más extrañas. Seguro que olvido a más de uno: María Sainza, Rosa y Roberto Gancedo, Pablo Abaunza, Cristina Rodríguez-Cabello, Carmen G. Piñeiro, Nélida Pérez, Alberto Serrano, Hortensia Araujo, Isabel González e Isabel González Herraiz, Isa Loureiro, Rosa Delgado, M^a Carmen Vazquez... Y agradecer tb el trabajo en el puente, máquinas, cubierta y cocina de las sucesivas tripulaciones del B/O Cornide de Saavedra, en el que he pasado tantos septiembrés.

En el Instituto Español de Oceanografía (IEO) es donde he realizado casi toda esta tesis y la mayor parte de mi carrera profesional, en él quiero que agradecer el apoyo de Álvaro Fernández, Orestes Cendrero, Carmela Porteiro y Javier Pereiro. Y muchos son los compañeros que me han apoyado, ayudado, enseñado y acompañado por el largo camino: Valentín Trujillo, Miguel Bernal, Alberto Serrano, Ernesto Jardim (IPIMAR), Julio Alonso (UCM) y Francisco Sánchez me han ayudado y guiado con varios aspectos metodológicos (y tb. menos lógicos). Carmen Piñeiro y María Sainza me han ido proporcionando pistas sucesivas sobre cómo creemos que crecen las merluzas y cómo nos han engañado. A Regina tengo que agradecerle la diligencia en conseguir numerosas separatas pedidas siempre con urgencia, y utilizadas luego con menos velocidad de la que ella me las conseguía. A Alicia Lavín y Julio Gil datos de temperaturas e ideas sobre la hidrología del Golfo de Vizcaya, donde viven las merluzas. Begoña Villamor me ayudó en mis dudas sobre la caballa y la anchoa como presas de la merluza. El apoyo, el optimismo y la bondad infinita de Pablo, que tb me solucionó dudas sobre el jurel. Izaskun Preciado, Alberto Serrano y Antonio Punzón se leyeron esta tesis, e hicieron críticas y sugerencias con acierto, además de corregir múltiples gazapos. Los que aún continúen por aquí, son fruto de mi cabezonería y/o despiste.

Ah! Es cierto casi me olvido que no sólo gracias a compañeros y amigos vive el científico, también es imprescindible la financiación: el trabajo de esta tesis ha sido financiado en sus largos años fundamentalmente por el IEO, una Beca de Formación en Investigación Científica y Técnica en Relaciones Tróficas en Pesquerías, concedida por el IEO y cofinanciada por el Fondo Social Europeo, y distintos proyectos financiados por la Unión Europea entre los que tengo que destacar el proyecto FAIR: "Consumption Rates of Predatory Fish Relevant for Multispecies Assessment in the North Sea and the Atlantic Off Spain and Portugal" (CORMA) y el Study Project "Discards of the Spanish Fleets in ICES Divisions", ambos financiados por la Unión Europea.

De lo que no podía olvidarme es del apoyo de mi familia para recorrer día a día este largo camino: Marián que tanto me ha soportado, empujado, ayudado e incordiado para que acabara "DE UNA VEZ" esta Tesis, especialmente ahora que estaba tan cerca la llegada de Aimara, a quién, gracias a su madre, prácticamente no le quitaré tiempo para hacer esta tesis, por eso es para ellas.

Mi madre y mi hermana, tan lejos y tan cerca, aunque hablemos sólo de vez en cuando, maldito teléfono. Jesús y M^a Ángeles, además de su apoyo y cariño, me dieron el tiempo necesario para rematar el trabajo cuando ya había sonado la campana. Hola Mariví.




Y tp. puedo dejar de sacar del contexto laboral, e incluir en el apartado de las menciones especiales a unos cuantos amigos cuyos nombres ya han salido antes, pero que no sólo comparten horas en el trabajo, sino que fuera han aguantado los momentos malos (enfermedades, oposiciones, hipotecas, Norton....) y más importante hemos disfrutado los buenos (hijas, casas, conciertos, viajes, cumpleaños, perros, ah y Tesis), Alberto e Izaskun(Txu), Antonio y Penélope, Julio y Esther, y Marco. Y Susana que pronto estará escribiendo este apartado aunque en un campo muy distinto.

Dos agradecimientos más o menos extrínsecos pero esenciales (y admirados): Hickling (en 1927) y Stephen Jay-Gould. Y también al rigor ético-científico del Dr. J.A. Berciano.

Índice

■	Agradecimientos: De puertas, caminos y por supuesto barcos.....	i
■	Índice.....	iii
■	Resumen.....	vii
Capítulo 1	■ Introducción.....	1
1.1	Antecedentes, interés y objetivos del estudio.....	1
1.1.1	Objetivos.....	3
1.2	Introducción a la biología de la merluza.....	5
1.2.1	Posición taxonómica de la merluza.....	5
1.2.2	Ecología: Distribución, hábitat y abundancia.....	8
1.2.3	Biología: crecimiento y reproducción.....	10
1.2.4	Anatomía y fisiología de la alimentación.....	12
1.2.5	Importancia pesquera.....	13
1.3	Descripción del área de estudio.....	16
1.3.1	Topografía.....	16
1.3.2	Hidrografía.....	17
Capítulo 2	■ Metodología: muestreos y análisis de la alimentación.....	19
2.1	Métodos de muestreo.....	19
2.2	Metodología del análisis de los contenidos estomacales.....	20
2.3	Muestreo en campañas oceanográficas.....	27
2.4	Muestreo en barcos comerciales.....	29
2.5	Métodos de análisis de la alimentación en el medio marino.....	31
2.5.1	Estudio de la composición de la dieta.....	31
2.5.2	Índices ecológicos.....	34
2.5.3	El problema de la regurgitación.....	36
2.5.4	Cálculo del volumen y del número de presas medios.....	37
2.5.5	Estudio de la intensidad de alimentación.....	38
2.5.6	Estimación de consumo de alimento en peces con modelos de evacuación gástrica.....	40
Capítulo 3	■ Descripción general de la dieta. Evolución de la alimentación con la ontogenia de la merluza.....	43
3.1	Material y métodos.....	43
3.1.1	Origen de los datos utilizados.....	43
3.1.2	Índices utilizados.....	43
3.1.3	Metodología del análisis de la información.....	44
3.1.3.1	Estima de la capacidad estomacal máxima.....	44
3.1.3.2	Composición de la dieta por rangos de talla.....	46
3.1.3.3	Diferencias por sexos y estados de madurez.....	50
3.1.3.4	Relaciones talla predador – talla presa.....	51
3.2	Resultados.....	51
3.2.1	Composición de la dieta. Descripción de las presas.....	51
3.2.2	Evolución de la alimentación con la talla.....	58
3.2.2.1	Variación del porcentaje de regurgitados.....	58
3.2.2.2	Variación del porcentaje de vacuidad.....	61
3.2.2.3	Variación del volumen estomacal, el número de presas y V%BW medios.....	63
3.2.2.4	Variación de la repleción y del V%BW individual máximos.....	65
3.2.2.5	Variación de la composición de la dieta.....	67
3.2.2.6	Ordenación de los rangos de talla en función de su dieta.....	70
3.2.2.7	Composición de la dieta de los rangos resultantes de la ordenación.....	78
3.2.3	Diferencias en la alimentación por sexos.....	83

3.2.3.1	Porcentaje de vacuidad	83
3.2.3.2	Volumen estomacal y V%BW medios.....	84
3.2.3.3	Composición de la dieta	85
3.2.3.4	Vacuidad, volumen estomacal y V%BW medios por estados de madurez.....	86
3.2.4	Relación entre la talla de las presas y la del predador	89
3.2.4.1	Crustáceos.....	91
3.2.4.2	Peces	92
3.2.4.3	Bacaladilla: <i>Micromesistius poutassou</i>	93
3.2.4.4	Marujito: <i>Gadiculus argenteus</i>	93
3.2.4.5	Jurel: <i>Trachurus trachurus</i>	93
3.2.4.6	Anchoa: <i>Engraulis encrasicolus</i>	94
3.2.4.7	Merluza: <i>Merluccius merluccius</i>	95
3.2.4.8	Caballa: <i>Scomber scombrus</i>	95
3.2.4.9	Sardina: <i>Sardina pilchardus</i>	96
3.2.4.10	Tallas máxima y mínima de las presas.....	96
3.3	Discusión.....	97
3.3.1	Composición general de la dieta	97
3.3.2	Variación porcentaje de regurgitados	98
3.3.3	Variación del porcentaje de vacuidad.....	100
3.3.4	Variación volumen estomacal, número de presas y V%BW medios.....	102
3.3.5	Variación volumen y V%BW máximos con la talla	103
3.3.6	Variación composición de la dieta con la talla	105
3.3.7	Diferencias alimentación por sexos	112
3.3.8	Diferencias según la madurez	113
3.3.9	Relación talla predador talla presas.....	114
3.4	Conclusiones	118
Capítulo 4	El ciclo anual: Variación estacional de la dieta	121
4.1	Material y métodos	121
4.1.1	Origen de los datos utilizados	121
4.1.2	Metodología del análisis de las diferencias estacionales	122
4.2	Resultados.....	123
4.2.1	Porcentaje de vacuidad	123
4.2.2	Volumen estomacal y V%BW medios.....	125
4.2.3	Composición de la dieta	127
4.3	Discusión.....	138
4.3.1	Porcentaje de vacuidad, volumen estomacal y V%BW medios.....	138
4.3.2	Variación en la composición de la dieta	139
4.4	Conclusiones	142
Capítulo 5	Variación batimétrica y geográfica de la dieta	145
5.1	Material y métodos	145
5.1.1	Variación batimétrica.....	145
5.1.2	Variación geográfica	146
5.2	Resultados.....	147
5.2.1	Variación batimétrica del porcentaje de regurgitados.....	147
5.2.2	Variación batimétrica del porcentaje de vacuidad	149
5.2.3	Variación del volumen estomacal y el V%BW medios	150
5.2.4	Variación batimétrica en la composición de la dieta.....	153
5.2.5	Variación geográfica del porcentaje de vacuidad.....	163
5.2.6	Variación geográfica del volumen medio y el V%BW.....	164
5.2.7	Variación geográfica en la composición de la dieta	166
5.3	Discusión.....	175
5.3.1	Variación batimétrica.....	175
5.3.1.1	Incidencia de la regurgitación.....	175

5.3.1.2	Variación del volumen estomacal y el V%BW medios.....	175
5.3.1.3	Composición de la dieta.....	176
5.3.2	Variación geográfica.....	179
5.3.2.1	Variación de la vacuidad, el volumen estomacal y el V%BW medios.....	179
5.3.2.2	Composición de la dieta.....	179
5.4	Conclusiones.....	182
Capítulo 6	Integración de los factores ecológicos que influyen en la dieta de la merluza	183
6.1	Material y métodos.....	183
6.1.1	Origen de los datos utilizados	183
6.1.2	Análisis utilizado	185
6.2	Resultados	188
6.3	Discusión	195
6.4	Conclusiones.....	200
Capítulo 7	Estimación del consumo de la merluza y ciclo diario de alimentación	201
7.1	Material y métodos.....	201
7.1.1	Datos de contenidos estomacales.....	201
7.1.2	Conversión de tallas a edades y relaciones talla-peso	201
7.1.3	Temperaturas	202
7.1.4	Densidad energética de las presas	203
7.1.5	Consumo por taxones presa	206
7.1.6	Ciclo diario de alimentación.....	206
7.2	Resultados	207
7.2.1	Consumo diario por edad	207
7.2.2	Composición de la dieta por edades.....	209
7.2.3	Consumo por presas.....	211
7.2.3.1	Consumo por rango de tallas de las principales presas de importancia comercial.....	213
7.2.4	Aplicación del modelo de evacuación gástrica con el nuevo modelo de crecimiento derivado del marcado	215
7.2.4.1	Consumo por rango de tallas de las principales presas de importancia comercial con el modelo de crecimiento del marcado.....	219
7.2.5	Ciclo diario de alimentación.....	221
7.3	Discusión	223
7.3.1	Consumo	223
7.3.2	Ciclo diario de alimentación.....	228
7.4	Conclusiones.....	230
Capítulo 8	Conclusiones y necesidades de investigación	233
8.1	Descripción general de la dieta. Evolución de la alimentación a lo largo de la ontogenia de la merluza.....	233
8.2	El ciclo anual: Variación estacional de la dieta	234
8.3	Variación batimétrica y geográfica de la dieta.....	235
8.4	Integración de los factores ecológicos que influyen en la dieta de la merluza	235
8.5	Estimación del consumo de la merluza y ciclo diario de alimentación	236
8.6	Posibles vías de investigación sobre la alimentación de la merluza.....	237
	Bibliografía	239
	Índice de citas.....	248
	Índice de Figuras	252

Resumen

En el presente trabajo se estudia la alimentación de la merluza europea (*Merluccius merluccius*) en el Mar Cantábrico, a partir del análisis de contenidos estomacales realizados a bordo de campañas oceanográficas y barcos comerciales entre los años 1990 y 1997. Los factores estudiados incluyen la variación de la alimentación con la ontogenia de la merluza, y la variabilidad tanto estacional, como batimétrica y geográfica, considerando tanto la intensidad como la composición de la dieta. Además se estudian las interrelaciones talla del predador–talla de la presa; y aplicando técnicas multivariantes de análisis canónico, e incluyendo como factores “ambientales” la talla, la profundidad, la estación y el área geográfica; se estudia la importancia relativa de cada uno de estos factores en la composición de la dieta. Por otra parte, utilizando un modelo de evacuación gástrica para gádidos se realiza una estimación de las tasas de consumo de la merluza europea en el área de estudio, estudiando las diferencias producidas en las estimaciones de consumo como resultado de la elección del modelo de crecimiento (rápido según sugieren los resultados del marcado, o lento) aplicado en el proceso de estimación del consumo, y el consumo producido sobre sus principales presas comerciales.

Los dos factores determinantes de la variabilidad en la dieta de la merluza europea son la talla y la profundidad; observándose alrededor de los 18 cm un cambio a una dieta más bentónica basada en crustáceos y pequeños peces, a una más pelágica, compuesta fundamentalmente por peces pelágicos y mesopelágicos, entre los que destaca claramente la bacaladilla que es la presa fundamental de las merluzas europeas juveniles y adultas del mar Cantábrico, apreciándose menos diferencias en la dieta entre las fases juveniles y adultas de la merluza. Las variaciones tanto batimétricas y geográficas, como estacionales en la dieta se corresponden a la mayor disponibilidad de las principales presas adecuadas dentro de cada rango de tallas, jugando las interrelaciones talla predador–talla presa un papel fundamental en esta adecuación. Las variaciones estacionales respecto a la intensidad de alimentación indican un aumento de la misma tras la época de puesta, así como una mayor intensidad en las hembras maduras, respecto a los machos de igual talla. En las estimaciones del consumo de alimento por edad resulta crítica la elección del modelo de crecimiento utilizado al realizar las estimaciones, encontrándose diferencias de más de un 100% en algunas edades. Sin embargo las estimaciones en porcentaje del cuerpo de las tasas diarias de consumo presentan un rango similar, variando entre el 3.6–3.8% del peso del cuerpo en los reclutas, a valores cercanos al 1–1.3% en las merluzas adultas.

1.1 Antecedentes, interés y objetivos del estudio

El gran interés que la merluza europea (*Merluccius merluccius*, Linnaeus, 1758) despierta en la comunidad científica tiene dos bases fundamentales: por una parte, y al igual que otras especies del género *Merluccius* en otros mares, su destacada importancia comercial desde el punto de vista pesquero; y por otra su posición ecológica como gran predador en la cadena trófica de los ecosistemas de las costas del Atlántico Noreste, posición de la que se deriva un importante consumo de otras especies de interés comercial como la bacaladilla, (*Micromesistius poutassou* Risso, 1826), el jurel, (*Trachurus trachurus* Linnaeus, 1758), la anchoa, (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) o la sardina, (*Sardina pilchardus* Walbaum, 1792).

La combinación de ambos factores ha hecho que la merluza haya sido objeto de numerosos estudios desde casi todos los puntos de vista: crecimiento, reproducción, abundancia y gestión pesquera y también, por supuesto, su alimentación. Muestras de la importancia de esta especie y de la familia a la que pertenece son el trabajo de revisión: "Hake: Biology, fisheries and markets" editado por Alheit & Pitcher (1995) o la realización de las jornadas: "Estado actual de los conocimientos de las poblaciones de merluza que habitan la plataforma continental atlántica y mediterránea de la Unión Europea con especial atención a la Península Ibérica" cuyas comunicaciones han sido editadas por González-Garcés y Pereiro (1994). Así como el reciente catálogo taxonómico de Lloris et al. (2003) para la familia Merlucciidae.

Centrándonos en los estudios sobre la alimentación de la merluza, las primeras observaciones de las que hay constancia se remontan a trabajos generales sobre la fauna de peces que se empezaron a realizar en los siglos XVIII y XIX. Como es el caso de Pennant (1769), Yarrell (1836), Thompson (1856), Smitt (1892), Couch (1864), y otros, todos ellos citados por Hickling (1927). En estos trabajos, ninguno de los cuales se refiere a la zona aquí estudiada, todos los autores coinciden en señalar que la merluza se alimenta principalmente de caballa (*Scomber scombrus* Linnaeus, 1758) y clupeidos. Esta coincidencia probablemente se deba a que sólo se observaron ejemplares grandes provenientes de aguas costeras, y no de las zonas de más profundidad donde, como ya señala Hickling, la principal presa de la merluza es la bacaladilla, ni de ejemplares más pequeños, en los que los crustáceos decápodos, los eufausiáceos y algunos peces de pequeño tamaño como el marujito o faneca plateada (*Gadiculus argenteus* Guichenot, 1850) o los góbidos son también presas frecuentes.

Ya en el siglo XX aparecen los primeros trabajos monográficos dedicados a esta especie: Eherenbaum (1910, citado en Hickling, 1927), Le Danois, (1920) y Hickling (1927). Este último autor, cuyo trabajo se centra en las costas británicas, es el que dedica un apartado más extenso a la alimentación de la merluza, en el que ya se cuantifican los contenidos en peso por presas y se estudia detalladamente su variación con la talla del predador, la época del año e incluso con la hora del día.

Dentro del área de estudio del presente trabajo, la costa norte de Galicia y el Mar Cantábrico, los primeros estudios que abordan directa y detalladamente la alimentación de esta especie no aparecen hasta 1981, cuando se publican los trabajos de Alcázar *et al.* (1981) y Pereda *et al.* (1981), aunque en España ya Larrañeta publicó en 1970 un trabajo sobre la alimentación de la merluza en la zona de Castellón, en el mar Mediterráneo. Posteriormente varios trabajos han estudiado este tema, bien de forma monográfica, bien dentro del ecosistema al que pertenece esta especie (González *et al.* 1985; Olaso 1990 y 1994; Olaso y Rodríguez-Marín, 1995), en general todos ellos se centran en el espectro trófico de la especie, y el trabajo de Rodríguez-Marín (2002) centrado en la importancia de los crustáceos decápodos como recurso alimenticio de los peces demersales del Cantábrico, que analiza la importancia de aquellos en la dieta de la merluza europea comparando los resultados con los de otros predadores demersales en la zona.

Por último quedan por citar los trabajos en los que el autor de la presente tesis doctoral, en colaboración con distintos autores, ha participado; algunos de los cuales también tratan de la merluza como una especie más dentro del ecosistema del mar Cantábrico y Galicia (Velasco *et al.*, 1996; Velasco *et al.*, 2001; Gutiérrez-Zabala *et al.*, 2001; Preciado *et al.*, 2002 y Serrano *et al.*, 2002), mientras que otros están dedicados más específicamente a esta especie (Riis-Vestergaard *et al.*, 2000; Velasco & Olaso, 1998a), siendo el segundo y el cuarto artículos cuantificaciones del consumo de la merluza europea aplicando dos métodos distintos. Gran parte de estos trabajos se basan en el estudio de distintos fragmentos de la base de datos sobre la que está desarrollado el presente trabajo. En el cual se abordan en más detalle muchos de los aspectos estudiados anteriormente, además de algunos aspectos y datos no incluidos en ellos.

En otras zonas también se ha estudiado la alimentación de la merluza en trabajos más recientes que los citados en la revisión anterior, así hay que citar los trabajos de Bergstad (1991), Guichet (1995), Du Buit (1996) al norte de la zona considerada en el presente trabajo, haciéndose en el tercero una estimación del consumo de la merluza; los de Cabral & Murta (2002) en la costa de Portugal, y

los trabajos de Frogliá (1973), Yannoulos (1977), Macpherson (1977 y 1981), Bozzano *et al.* (1997) y Cartes *et al.* (2004) en el Mediterráneo, en el cuarto de los cuales se estudia también la intensidad de alimentación a través de índices de vacuidad y repleción estomacal, mientras que en el quinto se estudia tanto la intensidad de alimentación como el consumo a partir de modelos de evacuación gástrica siguiendo ciclos diarios.

1.1.1 Objetivos

La pregunta que surge al considerar la amplia bibliografía existente sobre este tema es: ¿Qué es lo que queda por estudiar? y, consecuentemente, ¿cuáles son los objetivos del presente trabajo? Dentro de las ya citadas "Jornadas sobre el estado actual de los conocimientos de las poblaciones de merluza que habitan la plataforma continental atlántica y mediterránea de la Unión Europea con especial atención a la Península Ibérica", se realizó una revisión de los conocimientos sobre los distintos aspectos de esta especie y se hicieron una serie de recomendaciones sobre el trabajo a desarrollar dentro de cada uno de ellos. En el apartado correspondiente a la alimentación se incluían los siguientes objetivos como prioritarios:

- Conocer la variación de la dieta a lo largo del año.
- Analizar los cambios en la dieta por áreas geográficas.
- Conocer la repleción media y máxima por rangos de talla.
- Estimar el consumo diario de la merluza, y especialmente el que realiza sobre especies comerciales como la bacaladilla o el jurel (*Trachurus trachurus*, Linnaeus, 1758) y la importancia del canibalismo en la zona.

En el presente trabajo se estudian estos aspectos dentro de la zona de estudio y las limitaciones encontradas. Al mismo tiempo se analizan detenidamente aspectos que, en algunos casos, ya han sido tratados en trabajos anteriores pero con bases de datos menos completas y sin aplicar algunas nuevas técnicas de estudio y análisis, como la determinación de la regurgitación mediante la observación de la vesícula biliar (Robb, 1992), o utilizar índices que relacionan la repleción con la talla del predador como indicador de la intensidad de la alimentación. Éste último aspecto ha sido poco estudiado en esta especie, ya que la mayoría de los trabajos citados se centran en la composición de su dieta y estudian su variación con la talla, estacionalidad o profundidad. Aproximaciones iniciales a la intensidad de la alimentación de la merluza sólo se han encontrado en el trabajo de Olaso *et al.* (1994) dentro de la zona de estudio, en Guichet (1995) en la parte

francesa del Golfo de Vizcaya, y en Bozzano *et al.* (1997) y Cartes *et al.* (2004) en el Mediterráneo.

En la introducción se revisan brevemente los datos disponibles sobre la posición taxonómica de esta especie, su hábitat, abundancia, crecimiento, reproducción, la morfología y fisiología de su aparato digestivo, junto con su importancia pesquera. Además se describe brevemente el área de estudio y sus características topográficas y físico-químicas.

En el Capítulo 2 se expone la metodología del muestreo, sus distintas fases, la evolución a lo largo del estudio y las características de los distintos muestreos, ya que debido a las distintas condiciones de trabajo en barcos comerciales y buques oceanográficos, y a la introducción de una nueva técnica a partir de 1993, no todos los muestreos tienen la misma metodología de análisis de los contenidos estomacales. Por otra parte, dentro de este capítulo de metodología, se resumen brevemente los principales métodos y las herramientas de análisis de la alimentación de peces, justificando las razones por las que se han elegido las empleadas en el presente estudio.

Debido a las diferencias en los muestreos previamente mencionadas, no siempre se usan todos los datos para el estudio de cada uno de los factores que pueden influir en la alimentación. Por ello, además del capítulo general de muestreo y metodología, se ha decidido incluir un breve apartado de material y métodos al principio de cada capítulo en el cual se explica la procedencia y las razones para el uso de los datos empleados en el mismo, así como los índices y los métodos estadísticos utilizados.

El Capítulo 3 comienza con una descripción general de las presas que componen la dieta de la merluza y a continuación se estudia la evolución de la alimentación, intensidad y composición de la dieta, a lo largo de la historia biológica del predador incluyendo en ella la talla y el sexo como factores principales.

El Capítulo 4 se ocupa de la variación estacional de la dieta. En el Capítulo 5 se estudian las variaciones batimétricas y geográficas dentro del área de estudio; éstas últimas se estudian sólo para el área del Cantábrico y la de Galicia durante el otoño, ya que son los únicos datos disponibles que ofrecen una cobertura de muestreo suficiente en ambas zonas como para establecer posibles diferencias. En el Capítulo 6 se analizan simultáneamente, mediante análisis multivariantes, los principales factores ecológicos de variación de la dieta analizados en los capítulos previos, comparando su influencia en la dieta de la merluza. En el Capítulo 7 se realiza una estimación del

consumo de la merluza europea por edad y trimestre a partir de un modelo de evacuación gástrica, considerando la variación estacional, y se estudia el efecto de este consumo sobre la bacaladilla, presa principal de este predador en la zona abarcada en este trabajo, la propia merluza y el jurel. Y por último en el Capítulo 8 se realiza una recapitulación de las conclusiones obtenidas en cada sección, así como una breve revisión de las necesidades actuales de investigación en la dieta de la merluza.

1.2 Introducción a la biología de la merluza

1.2.1 Posición taxonómica de la merluza

El nombre castellano de la merluza según el diccionario etimológico Corominas (1987) es de origen incierto con varios orígenes etimológicos plausibles, aunque el que tiene más fundamento es que su origen está en el parecido de esta especie con el lucio (*Esox lucius*, Linnaeus, 1758), razón por la que se la llamó lucio de mar. En cualquier caso, según su tamaño y en las distintas regiones españolas existe una gran variedad de nombres que se aplican a esta especie, lo que constituye otro indicador de la importancia pesquera que ha tenido esta especie desde hace largo tiempo. Así, además del nombre de merluza, que es el más general y se suele aplicar a los ejemplares grandes, se la conoce como carioica, pijota, pitillo o anchoílla en el caso de los pequeños, y como pescadilla o mediana para los de tamaño medio. Abambolo, agallas, blanco, enroscada, fina, finita, llucet, llucetó, mareada, pelado, pelao, pescada, raballa o rehus son otros nombres por los que se conoce esta especie en los distintos puertos de nuestras costas (Crespo y Ponce, 2003). Además están también los nombres en las distintas lenguas del Estado: lluç en catalán, legatza en vasco y pescada en gallego al igual que en portugués.

Superclase: Gnathostomata vertebrados mandibulados provistos de mandíbula originalmente desarrollada a partir de dos elementos endoesqueléticos, el palatocuadrado y el cartílago meckeliano, y una serie de elementos dérmicos que constituyen los dientes.

Clase: Osteichthyes: (Lozano Rey, 1947 para los teleósteos) esqueleto completamente osificado, aleta caudal nunca heterocerca y cuerpo nunca escualiforme. Sin dentículos dérmicos, ni escamas ganoideas, ni fulcros. Con escamas cicloideas, ctenoideas o transformadas en placas o espinas, o con el cuerpo desnudo. Vejiga natatoria muy desarrollada y en las especies primitivas comunicada con el dorso del tubo digestivo por un tubo neumático, en las formas modernas

como la merluza ese tubo no existe y la vejiga está cerrada o incluso en otras especies no existe. Intestino sin válvula espiral y no hay espiráculos.

Superorden: Paracantopterígios: el nervio craneal pasa a través del foramen, premaxila protractil compleja, espinas en las aletas impares, la mayoría con escamas ctenoideas.

Orden: Anacanthini o Gadiformes: (Lozano Rey, 1947): Peces fisoclistos con las aletas pelvianas normalmente en posición yugular. Aletas exclusivamente con radios blandos y articulados a excepción de los Macrouridae. La aleta dorsal, cuando existe, puede ser independiente o estar soldada a las aletas dorsal y anal. Tamaño mediano o grande salvo excepción y, en general, de fondos profundos.

Familia: Merlucciidae: a pesar de su importancia económica y científica, o quizás precisamente por ella existe una gran variedad de criterios diferentes excelentemente resumidos en Lloris *et al.* (2003), así ha habido numerosos autores que consideraron al género *Merluccius* como parte de la familia Gadidae (Günther, 1887; Svetovidov, 1948, citados en Lloris *et al.*, 2003). La familia Merlucciidae la había propuesto anteriormente para el género *Merluccius* Adams (1864) con una definición similar a la dada en tiempos más modernos por Whitehead *et al.* (1986)): Peces con dos aletas dorsales y una anal, la segunda dorsal y la anal melladas. Mandíbula inferior prominente y sin barbilla. Primera vértebra y espina neural pegadas al cráneo. Frontales separados con dos crestas divergentes desde la cresta supraoccipital que bordean una gran depresión triangular. Parahipófisis expandidas, sin costillas a excepción del primer par de pequeño tamaño y con epipleurales sólo en las tres o cuatro primeras vértebras. Un único ciego pilórico. Posteriormente a la creación de la familia por Adams ha habido numerosas publicaciones que incluyeron o excluyeron de esta familia a varios géneros, entre los que se incluirían *Lyconodes*, *Macruronus*, *Lyconus* y *Steindachneria*. La familia Merlucciidae tal y como ha sido descrita por Lloris *et al.* (2003) incluye a los géneros *Merluccius*, *Macruronus*, *Lyconodes* y *Lyconus*. Sus caracteres principales serían: "cuerpo fusiforme, alargado y relativamente comprimido especialmente en la región caudal. Pedúnculo caudal bien diferenciado o inexistente por la unión de las aletas dorsal, caudal y anal. Aberturas anal y urogenital juntas. La cabeza, generalmente grande, presenta en su parte superior una cresta en forma de V abierta hacia delante. Escamas cicloideas y caducas sin ningún tipo de espinulación. Línea lateral presente. Con 7 radios branquiostegos. Aberturas branquiales amplias. Con pseudobranquias, o sin ellas. Boca grande y terminal, inclinada, con la mandíbula inferior algo prominente, en general, y sin barbillón. Dientes

fuertes y puntiagudos, presentes en premaxilares, mandíbula inferior y vómer pero no en los palatinos. Con una o dos aletas dorsales; la primera, cuando hay dos, es de base corta y la segunda larga. Una sola aleta anal de longitud similar o bastante más corta que la segunda dorsal. Pectorales insertadas en posición variable, con su radio superior al nivel del centro del ojo o claramente por debajo de él. Las ventrales, con 7 a 10 radios, están insertas en posición algo más adelantada que las pectorales (subyugulares), al mismo nivel que ellas (torácicas) o incluso algo detrás de aquellas. Aleta caudal independiente de la dorsal y de la anal, en unos, o unida a ellas en otros. Los radios de todas las aletas, salvo el anterior de la primera dorsal, son articulados y nunca filiformes. Con vejiga gaseosa de tipo fisoclisto. Con uno o múltiples ciegos pilóricos.

Peces marinos de comportamiento demersal y bentopelágico, propios de aguas frías o templadas; depredadores que se alimentan de gran variedad de presas. Comprende dos subfamilias: Macrurinae y Merlucciinae que agrupan a 4 géneros y 18 especies.

Subfamilia: Merlucciinae (Svetovidov, 1948) y **Género:** *Merluccius*: (según la clave propuesta por Lloris *et al.*, 2003) región posterior del cuerpo finalizando en un pedúnculo caudal independiente. Dos aletas dorsales; segunda dorsal y anal de similar longitud y altura. Aletas ventrales, con 7 radios, insertadas algo por delante de la base de las pectorales. Un solo ciego pilórico, bien aparente. Sin pseudobranquias. El género fue propuesto por Rafinesque en 1810 para la especie *Merluccius smiridus* (= *M. merluccius*), y sus caracteres son los de la subfamilia.

Merluccius merluccius (Linnaeus, 1758)

Existen algunas diferencias entre autores en cuanto a la diagnosis de la merluza europea, la que se ofrece a continuación está tomada de Lloris *et al.* (2003): Línea lateral con 127 a 156 escamas. La cabeza representa del 25.1 al 30.5% de la longitud estándar y el hocico del 30.2 al 34.5 de la longitud cefálica. Membrana nasal, lacrimal, parte inferior de la mejilla y preopérculo con escamas; parte inferior del interopérculo sin escamas. El diámetro ocular supone del 16.0 al 21.0% y el interorbitario del 21.5 al 28.4% de la longitud cefálica. Branquias totales: 8-12, 7-9 en la rama inferior. D1: 8-11. D2: 35-40 A. 36-40. Pectorales: 10-15 radios que representan del 14.1 al 18.7% de la longitud estándar y en los ejemplares de menos de 20 cm sobrepasan la vertical que pasa por el origen de la anal. Vértebrae: 49-54. Color: usualmente gris oscuro dorsalmente, más claro lateralmente y blanco ventralmente, interior de la boca y la cavidad branquial negros. Talla: hasta 140 cm, usualmente 30-70 cm (Lloris *et al.*, 2003 y Whitehead *et al.*, 1986).

Algunos autores han definido dos subespecies, una atlántica y en el Mediterráneo suroccidental y otra del Mediterráneo noroccidental que, según Lloris *et al.* (2003) deberían llamarse *Merluccius merluccius merluccius* y *Merluccius merluccius smiridus* respectivamente, y que se pueden separar por el número de vértebras. En cualquier caso se trata de una cuestión taxonómica que escapa al ámbito de este trabajo.

1.2.2 Ecología: Distribución, hábitat y abundancia

La merluza europea se encuentra en los fondos marinos desde los 20-25 m hasta los 1000 m (Inada, 1981) a lo largo de la costa europea, desde el nordeste del Océano Atlántico hasta el norte de África. El límite sur de su distribución son las costas de Mauritania (21° N), donde se pesca junto con otras dos especies del género, *M. senegalensis* Cadenat, 1950 y *M. polli* Cadenat, 1950, siendo esta última la especie dominante en esas latitudes. Hacia el norte la merluza europea se encuentra hasta las costas de Noruega, con citas ocasionales en las islas Lofoten, siendo habitual su pesca hasta el 61° N. Hacia el este también se encuentra en el Mar del Norte, Skagerrak, Kattegat y en todo el mar Mediterráneo, llegando a pescarse en la costa sur del Mar Negro y existiendo incluso un ejemplar capturado en el Mar Rojo (Lloris *et al.*, 2003). Hacia el oeste aparece en la costa sur de Islandia y algunos ejemplares capturados en las Azores (Casey & Pereiro, 1995; Inada, 1981, Lloris *et al.*, 2003 y Whitehead *et al.* 1984).

Como se ha comentado, la merluza europea del Atlántico nordeste y la del Mediterráneo son normalmente consideradas como poblaciones e incluso subespecies diferentes debido a las diferencias en cuanto a su biología, principalmente por el más lento crecimiento de ésta que sólo llegaría a 89 cm siendo común hasta 60 cm mientras que la del Atlántico llegaría hasta los 140 cm, así como por la diferente época de reproducción que es de diciembre a junio en el Mediterráneo (con dos reclutamientos anuales en primavera y en otoño siguiendo los picos de puesta en octubre y, otro de menor intensidad, en febrero según García-Rodríguez y Esteban (1995)) mientras que en Atlántico es más variable según la latitud y ocurre de febrero a mayo en el Golfo de Vizcaya y más tardíamente en las zonas más septentrionales (Piñeiro & Saínza, 2003). Por otra parte estudios genéticos apoyan esta distinción entre la población atlántica y la mediterránea, aunque el límite que separa a ambas es más bien difuso, y no está claro a que subgrupo pertenecería la merluza de la costa del Atlántico africano (Roldán *et al.*, 1998).

Respecto al Atlántico Nordeste no hay una evidencia clara de la existencia de múltiples poblaciones, en general y principalmente por motivos prácticos para la gestión, se considera que

existen dos poblaciones en las costas europeas que se gestionan y evalúan independientemente, el stock norte que ocuparía todas las costas al norte de la frontera franco-española, y el stock sur ocuparía las aguas de la Península Ibérica. El límite norte del área ocupada por el stock sur, al que pertenecen las merluzas del área estudiada en el presente trabajo, se justificó inicialmente por la barrera natural que supondría la fosa de Cap Breton, pero esta circunstancia ha sido puesto en duda por estudios genéticos (Lundy *et al.* 2000) que indican que esta fosa no supone una barrera efectiva a la migración dentro del Golfo de Vizcaya. Sin embargo tanto los resultados de este trabajo como los del citado anteriormente de Roldán *et al.* (1998) sugieren que la estructura de la población de merluza europea en el Atlántico oriental es bastante más compleja que la separación en dos stocks (sur y norte) utilizada actualmente en la gestión.

La información más completa sobre la distribución de la merluza en la zona de este estudio proviene de las campañas que realiza en otoño el Instituto Español de Oceanografía para, entre otros objetivos, estimar la fuerza de la clase anual de esta especie. Los resultados de éstas muestran un predominio de juveniles en la plataforma del norte de Galicia y de adultos en las zonas más orientales y abruptas del Cantábrico, patrón que resulta en una mayor abundancia en biomasa en las zonas orientales y en número en las más occidentales (Sánchez *et al.* 2002). En cualquier caso, y dado que los adultos tienden a habitar en zonas no arrastrables y a más profundidad, se dispone de más información sobre los reclutas, los cuales tienen una primera fase más pelágica y se reclutan al fondo a finales del verano principios del otoño y aparecen en la zona con una moda de 10-15 cm. Según Sánchez & Gil (1999) los procesos que afectan al reclutamiento de la merluza producen agregaciones de juveniles bien definidas y localizadas en determinadas zonas de la plataforma continental. Estas concentraciones varían en densidad dependiendo de la fuerza de la clase anual, aunque suelen ser más o menos estables en cuanto al tamaño y la localización. La repetición anual de este patrón de distribución y de las agregaciones de juveniles ha llevado a relacionar este patrón con condiciones ambientales, habiéndose descrito una relación entre estas agrupaciones y estructuras de mesoescala de tipo *eddy*. La relación con factores ambientales se ha llevado más allá, así Sánchez *et al.* (2003a) han descrito la asociación entre los índices de reclutamiento de la merluza en el Cantábrico y Galicia y una ventana ambiental óptima en la que los altos reclutamientos se producen en escenarios oceanográficos intermedios y decrecen en situaciones extremas. Los principales factores oceanográficos que determinarían los reclutamientos altos serían una corriente débil hacia el polo (conocida como *Poleward*), un afloramiento moderado y una actividad de mesoscala cercana a la plataforma y fuerte (Sánchez & Gil, 1999), estas condiciones

facilitan el reclutamiento al fondo y el aporte de nutrientes; mientras que una corriente *Poleward* y afloramientos fuertes empujarían a los reclutas fuera de la plataforma, produciendo una alta mortalidad, mientras que actividades de mesoscala débiles dificultan su movilidad en la columna de agua y su acceso al alimento, al igual que un afloramiento muy débil provocaría una falta de nutrientes que afectaría a los organismos de los que se alimentan los reclutas de esta especie.

1.2.3 Biología: crecimiento y reproducción

El estudio del crecimiento de la merluza europea y la estimación de su edad a partir de la interpretación de los anillos de los otolitos presenta una gran complejidad ampliamente comentada en la literatura, tal y como se hacen eco Piñeiro & Saínza (2003) en el último trabajo sobre el crecimiento de esta especie en aguas atlánticas de la Península Ibérica. Los resultados de estas autoras, basados en muestras de aguas Ibero-atlánticas, indican que la merluza del stock sur crece a mayor velocidad de lo que se consideraba hasta este trabajo, implicando que prácticamente para cualquier talla la merluza se considera debe considerarse un año más joven que en los estudios previos para el stock sur (Piñeiro & Saínza, 2003).

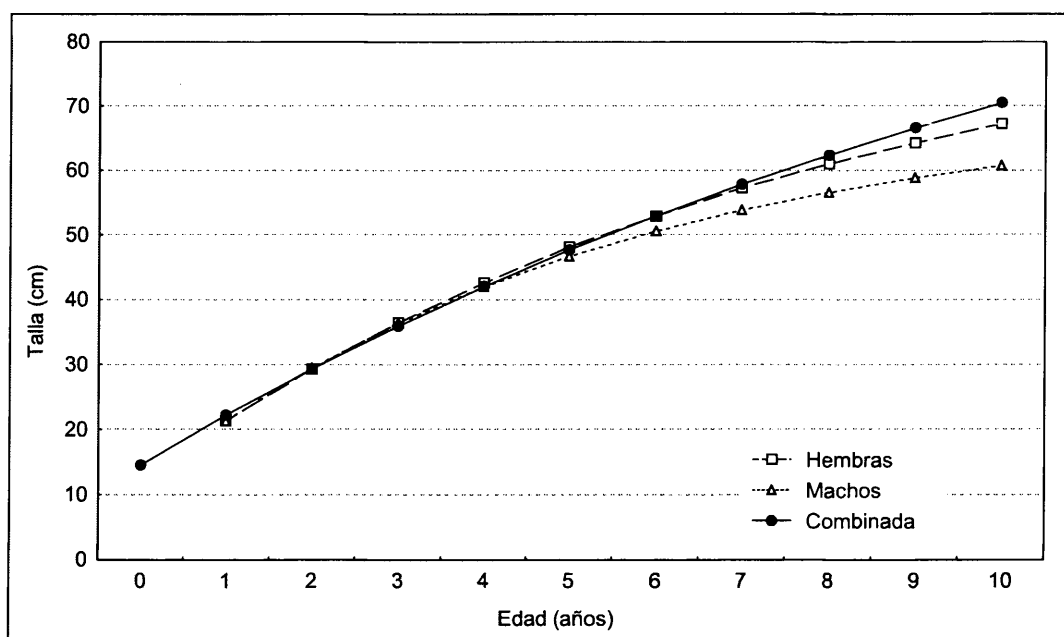


Figura 1. Curva de crecimiento de Von Bertalanffy para el stock sur de merluza europea. Datos tomados de Piñeiro & Saínza (2003). Las curvas por sexos no se representan en la edad 0 por considerarse la gran mayoría de los individuos indeterminado a esta edad.

Hay que señalar sin embargo que recientes experimentos de marcado realizados en el norte del Golfo de Vizcaya (de Pontual *et al.*, 2003) han puesto en duda los modelos de crecimiento aplicados hasta ahora en la merluza europea (de Pontual *et al.*, 2004 y 2006). Los resultados de estos experimentos, aunque preliminares y todavía basados en un reducido número de recapturas,

parecen indicar que el crecimiento sería bastante más rápido incluso que lo expuesto en este apartado. Aunque estos experimentos se han realizado en una zona distinta a la abarcada en el presente trabajo y sus conclusiones no pueden ser directamente extrapoladas, si es razonable suponer que, de confirmarse, habría que revisar los actuales parámetros aplicados al crecimiento de la merluza europea en toda su área de distribución; además recientes experimentos de marcado en la zona de Galicia (de Pontual et al., 2006) están ofreciendo resultados similares a los encontrados en el norte del Golfo de Vizcaya.

Por otra parte y como ocurre en muchas especies de peces la tasa de crecimiento es diferente para machos y hembras, alcanzando éstas mayores tallas y edades (Pauly, 1994). En el caso del stock sur y según Piñeiro & Saínza (2003) los machos crecen ligeramente más rápido hasta la edad 2 mientras que a partir de la edad 3 la tasa de crecimiento de las hembras sobrepasa la de los machos alcanzando ellas mayores tallas durante el resto del ciclo vital. El crecimiento por sexos y combinado se representa en la Figura 1 a partir de la curva de los modelos de von Bertalanffy estimados por estas autoras. En cuanto a la longevidad, en el mencionado estudio el macho de mayor edad registrado fue de 9 años, mientras que se encontraron hembras de hasta 11 años.

En cuanto a la reproducción las mismas autoras encontraron en el stock sur un sex ratio cercano a 1:1, aunque con ligera predominancia de los machos, en las merluzas menores de 45 cm. A partir de esta talla las hembras son más abundantes y aumentan rápidamente su abundancia relativa hasta alcanzar el 100% en los peces mayores de 60 cm.

La época de puesta en las hembras se extiende desde diciembre hasta mayo con un máximo en febrero, mientras que los machos aparecen en puesta durante todo el año con una proporción mayor entre febrero y abril (Alcázar et al., 1981; Pérez y Pereiro, 1985). En cualquier caso, hay que tener en cuenta que la merluza es un pez con puesta parcial, es decir varias puestas sucesivas en cada época de puesta (Pérez y Pereiro, 1985; Murua et al., 1996), lo que hace que coincidan en el tiempo individuos inmaduros, en puesta y reposo.

La edad de primera maduración (L_{50}) se produce en los machos en 32.8 cm y en las hembras en 45.4 cm, mientras que para ambos sexos combinados la primera maduración se da en 37.9 cm con un amplio rango de maduración (L_{25} – L_{75}) de 11.5 cm (Piñeiro & Saínza, 2003).

1.2.4 Anatomía y fisiología de la alimentación

Pitcher & Alheit (1995) proporcionan un completo resumen de las principales características anatómicas del género *Merluccius*, basado fundamentalmente en la revisión taxonómica del género realizada por Inada (1981). Según estos autores este género es una especie de bacalao más fusiforme e hidrodinámico pero sin barbillón. Posee una larga aleta anal y una primera dorsal corta, mientras que las dos dorsales posteriores están unidas en una larga segunda dorsal. La cola es relativamente pequeña. Las aletas pélvicas están situadas por delante de las pectorales, presumiblemente para mejorar la maniobrabilidad del largo y esbelto cuerpo.

Sus dientes son numerosos, fuertes, cónicos y puntiagudos en dos filas irregulares en las mandíbulas, además tiene pequeños dientes abatibles en el vómer. Las branquispinas están bien desarrolladas y le pueden permitir capturar pequeños crustáceos cuando es necesario. Así la mandíbula de la merluza no es tan prominente y succionadora como la de los gádidos, que suelen tener pocos dientes en la mandíbula. La merluza en cambio ha desarrollado el método de morder y hacer presa del lucio y otros peces piscívoros de agua dulce. Las cortas y robustas costillas anteriores unidas a las vértebras cervicales y las posteriores flotantes posteriores le permiten ingerir grandes presas a través del esófago. Los huesos fusionados y planos de la cola, la gran proporción de músculo blanco y la forma del cuerpo sugieren que es capaz de realizar rápidas aceleraciones, lo que le permitiría capturar a sus presas al ser más rápida que muchas de ellas. Tienen ojos grandes y lóbulos ópticos en el cerebro, con una buena visión en condiciones de poca luz, aunque esta capacidad es variable en distintas especies del género (Mas-Riera, 1991). Todo ello sugiere que la merluza ha evolucionado como predador que captura sus presas al acecho.

El estómago es sacciforme de paredes gruesas y con pliegues longitudinales. Un único ciego pilórico y un intestino corto que sólo se pliega dos veces. Hígado bilobulado y de volumen variable entre individuos. Vesícula biliar de gran tamaño y verde intenso cuando está llena (Lozano Rey, 1947).

Según Bowman (1986) y Bowen (1983) la regurgitación del alimento puede ser un importante factor de distorsión a la hora de valorar aspectos como la repleción media o la intensidad de alimentación de los peces. Según señala Bowen en el citado trabajo, los predadores piscívoros tienen esófagos grandes y distensibles que hacen más fácil la regurgitación, en general los que predan sobre presas grandes también regurgitan más fácilmente. La merluza cumple ambas premisas, si añadimos a éstas la presencia de una vejiga natatoria robusta y situada dorsalmente al

estómago, tenemos algunas de las razones por las que la merluza es una especie con marcada tendencia a regurgitar los alimentos durante la pesca, un hecho ya reseñado en la merluza europea desde los primeros estudios (Hickling, 1927 y obras anteriores citadas en dicho trabajo) y otras especies del género como *Merluccius bilinearis* (Mitchill, 1814) Bowman (1986).

1.2.5 Importancia pesquera

Las primeras citas sobre la pesca de la merluza en España se remontan al siglo XVIII cuando Cornide (1788, citado en Lozano Rey, 1947) habla ya de la pesca con 'volantes' y sugiere que las merluzas se obtendrían en mejor estado si se pescasen con palangre como el abadejo en Francia. Menos de un siglo después Cisternas (1867, citado en Lozano Rey, 1947) ya decía que la pesca de la merluza "diste mucho de ser productiva como antes, sin duda por el empleo del arte de pareja, y a no ser por la fecundidad notable de la especie, probablemente hubiera desaparecido por completo...". Sin embargo, y a pesar de estas previsiones, la merluza europea no se convirtió en un objetivo pesquero principal hasta que, en los años 50 y 60 del siglo XX, decayeron las pesquerías de bacalao (Alheit & Pitcher, 1995).

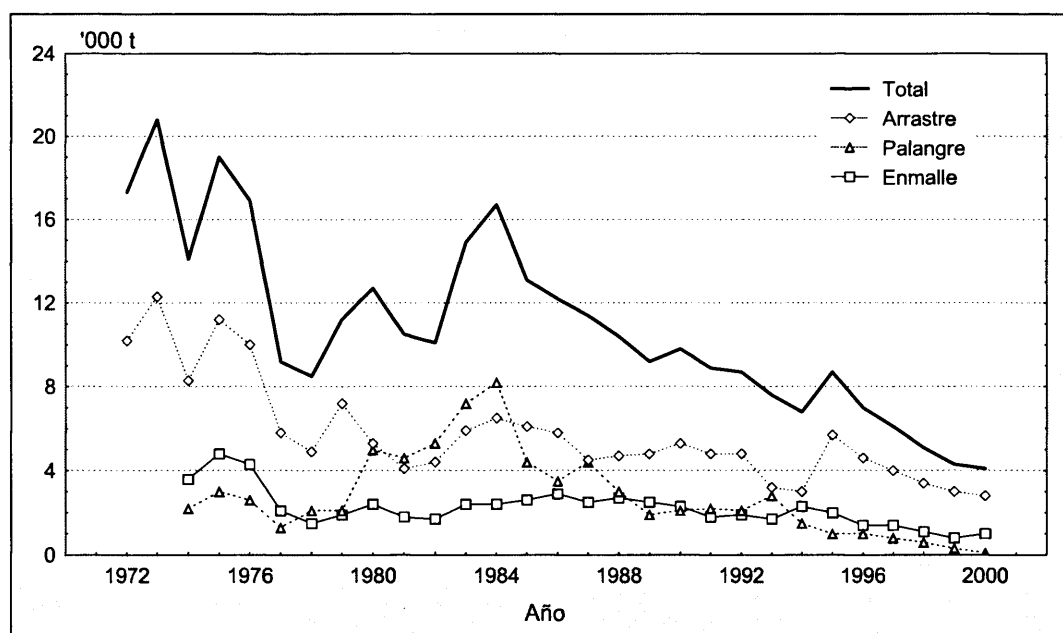


Figura 2. Evolución de las capturas de merluza (en miles de toneladas) de la flota española en las divisiones ICES VIIIc y IXa por arte y total; incluyendo las capturas de arrastre en el Golfo de Cádiz desde 1982 y las de enmalle en esta zona desde 1993. Datos tomados de ICES (2002)

Los artes con los que se pesca la merluza son el arrastre de fondo y artes artesanales, en los que se agrupan el palangre y el enmalle. Según se puede observar en la Figura 2 (datos tomados de ICES, 2002) el arrastre es el arte que más merluza captura, con cantidades que varían entre 12 300 t capturadas en 1973 y 2 800 t en 2000. En cuanto a los artesanales, las capturas han fluctuado

entre 10 600 t en 1984 y 1 100 t en los dos últimos años de la serie histórica considerada. En general se observa una tendencia a la baja en las capturas desde 1972, aunque ya se observó un primer descenso entre 1977 y 1982.

Estas capturas han estado condicionadas por dos factores, por una parte el descenso en la abundancia de la especie y por otra las cuotas de captura (TAC del inglés *Total Allowable Catch*) fijadas como mecanismo de gestión por la Unión Europea para este stock desde 1987. Así, según se puede observar en la Figura 3, durante los primeros años de aplicación de los TACs las capturas estuvieron bastante por debajo de las cuotas, mientras que a partir de 1993 la limitación se ajustó mucho más a lo permitido, actuando el TAC como limitante de las capturas.

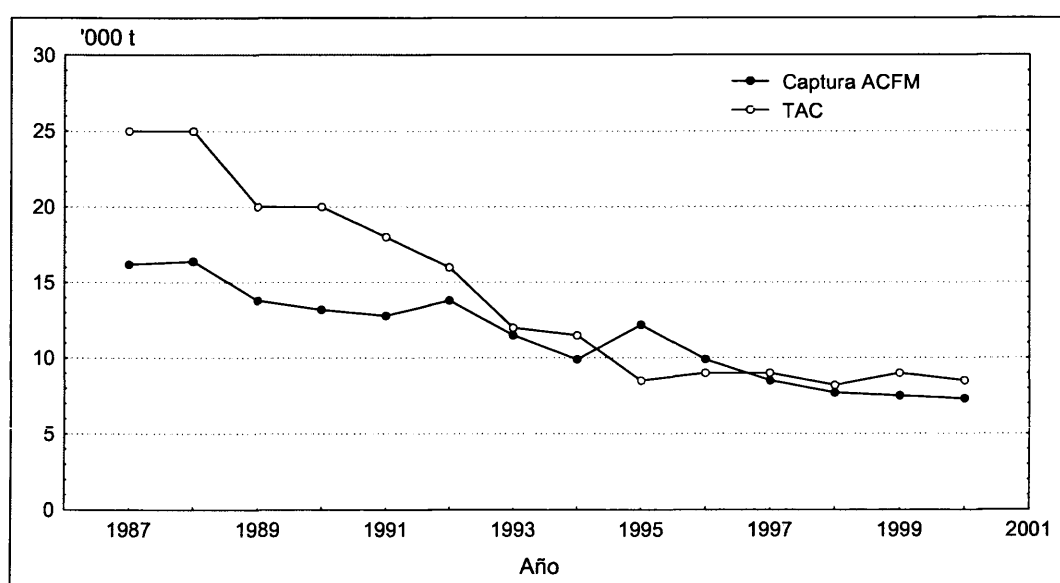


Figura 3. Evolución de las cuotas de captura (TAC en miles de toneladas) fijados por la Unión Europea para la merluza del stock sur y las capturas según los datos de la ACFM¹ (datos tomados de ICES, 2001).

Dentro de la zona de estudio, el Mar Cantábrico y el norte de Galicia (Zona VIIIc del ICES), los desembarcos suponen el 8% (2000 t, año 2001) de las descargas de merluza procedentes de todo el Atlántico Noreste. La merluza es objetivo para una parte importante de la flota que opera en la zona, no tanto por los rendimientos obtenidos en relación a los de otras especies como por su alto valor económico.

¹ Comité Consultivo sobre la Gestión de Pesquerías (*Advisory Committee on Fisheries Management*), del Consejo Internacional para la Exploración del Mar (*International Council for the Exploration of the Sea*: ICES),

Sobre ella actúan pesquerías tanto de carácter artesanal como industrial, entre las que destacan:

- **Arrastre:** esta flota industrial utiliza varios artes, el más importante y tradicional es el de baca que captura multitud de especies con mayor o menor relación con el fondo (gallos (*Lepidorhombus* spp.), rapés (*Lophius* spp.), cigala (*Nephrops norvegicus*, Linnaeus 1758), jurel, bacaladilla, etc). Sus descargas son el 35 % de toda la merluza descargada en la zona, pero dado el carácter mixto de esta pesquería sólo suponen el 4.5% del total capturado con este aparejo. El principal puerto de descarga es La Coruña (78%) seguido por Santander (6%) y Burela (6%).

En los últimos años la flota de arrastre ha empezado a emplear otros aparejos, siendo el más destacado el arrastre de pareja especialmente diseñado para la captura de bacaladilla al tener una mayor abertura (horizontal y especialmente vertical) y poder ser arrastrado por fondos más irregulares a mayor velocidad. Estas características también son adecuadas para la merluza, lo que hace que sus capturas también sean muy destacables (25% de las descargas en el Cantábrico y Galicia norte).

- **Anzuelo:** la componente de esta flota dirigida a la merluza emplea principalmente el aparejo de palangre de fondo o piedra-bola (Puente, 1993), desarrollando su actividad durante la primavera y principios del verano (Punzón y Gancedo, 2000). A diferencia del arrastre, ésta es una pesquería dirigida específicamente a la merluza, sin embargo sus desembarcos suponen sólo el 5% de las descargas. Cudillero (34%) y Avilés (27%) son los puertos de venta más importantes en el Cantábrico y Galicia, mientras que las en otro tiempo importantes (por su alto valor que adquirían de venta) pesquerías de pintxo del País Vasco (Puente, 1993) prácticamente han desaparecido.
- **Enmalle:** aunque existen multitud de variantes de redes de enmalle básicamente hay dos aparejos que se emplean en para la captura de la merluza, la volanta (70-90 mm de luz de malla) y la beta (50-66 mm) (Puente, 1993). Las betas pescan cerca de la costa, mientras que las volanta trabajan en la plataforma y el talud. Las capturas realizadas con este tipo de aparejos suponen el 31% de los desembarcos de merluza en la zona, siendo la volanta el aparejo más importante (25% del total). Los principales puertos son Cedeira (27%), Avilés (8%) y Santander (7%).

La captura se procesa a bordo, eliminando las vísceras para su presentación, salvo los ejemplares pequeños que se desembarcan enteros.

1.3 Descripción del área de estudio

El área de estudio corresponde al Mar Cantábrico y el norte de Galicia zonas que se incluyen dentro de la región de transición subtropical/boreal del Atlántico Oriental, donde cohabitan especies típicas tanto de zonas templadas como boreales. Por otra parte la gran variedad de tipos de sustrato y la diversidad topográfica de la zona hacen que en ella se encuentren numerosos hábitats. Esta diversidad de hábitats se refleja en la gran biodiversidad y riqueza biológica de esta zona, con una amplia variedad de especies, muchas de ellas de gran importancia comercial (Olaso, 1990; Sánchez, 1993; OSPAR, 2000).

1.3.1 Topografía

En cuanto a su topografía esta zona es bastante variable, aunque la mayor parte se caracteriza por una plataforma muy estrecha y abrupta con cañones submarinos que entran en el margen continental y afloramientos rocosos. Este carácter abrupto se da especialmente en el Cantábrico, donde la plataforma continental sólo ocupa unas 5 millas. Al avanzar hacia el oeste la plataforma se hace más ancha y aplacerada en la zona de Galicia donde alcanza su máxima anchura.

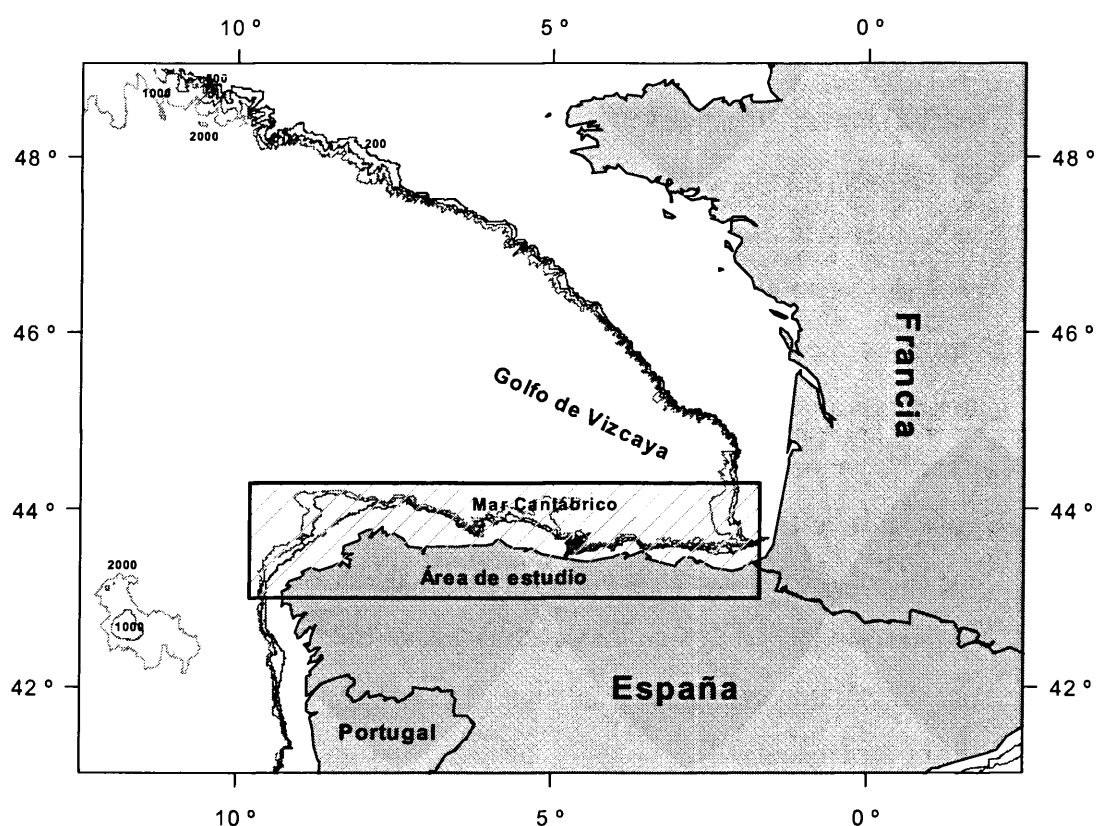


Figura 4. Localización del área de estudio

Según IGME (1982) la plataforma de la zona de estudio se puede dividir en: la **plataforma interna** que sigue el perfil de la costa con un cinturón casi continuo de afloramientos rocosos; interrumpidos ocasionalmente por sedimentos de arenas limpias en las desembocaduras de los ríos y por las rías. A continuación encontramos la **plataforma media** con una anchura variable y en la que también son frecuentes los afloramientos rocosos asociados a gravas sedimentarias cuya composición depende de la de los afloramientos (Rey y Medialdea, 1989). Por último la **plataforma externa** se extiende hasta el principio del talud continental; en ella la influencia continental es muy escasa, con condiciones sedimentarias de carácter marino y sedimentos principalmente fangos o de arenas fangosas cubriendo el zócalo continental. Ocupa la mayor parte de la superficie de la plataforma con un perfil más irregular que las otras dos zonas de la plataforma por la presencia los cañones citados anteriormente, destacando los de Avilés, Lastres y Llanes.

A parte de los afloramientos rocosos, los sedimentos determinan en gran parte la fauna bentónica, y en menor medida al demersal, que aparece asociada a las distintas zonas. En la mayor parte del área de estudio los sedimentos que constituyen los fondos se hacen más finos con la profundidad, siendo de arenas medias y finas en las zonas menos profundas donde se alternan con los afloramientos rocosos; mientras que al acercarnos al talud, alrededor de los 200-300 m los sedimentos se hacen más finos llegando a ser de tipo fango o arenas fangosas hasta el talud en que vuelve a aflorar el zócalo rocoso (Rey y Medialdea, 1989). Estas capas de sedimentos aumentan con la profundidad (Medialdea *et al.*, 1987) y son de fangos con más espesor en las cabezas de los cañones que actúan como sumideros hacia zonas más profundas. También aparecen fangos a menos profundidad y muy cerca de la costa asociados a las desembocaduras de los ríos Nalón y Navia y en la zona de Cap Breton.

1.3.2 Hidrografía

Desde el punto de vista oceanográfico, el Golfo de Vizcaya constituye una entidad independiente en gran parte del sistema general del Océano Atlántico (Fraga, 1989). La mayor influencia oceánica en la zona la constituye la rama europea de la corriente del Golfo, que hace derivar las aguas del noroeste hacia el sureste en la plataforma francesa y hacia el oeste en la plataforma española. Su relativa independencia del resto de la cuenca oceánica se debe a que es una cuenca semicerrada que hace que las corrientes dentro de ella sean relativamente débiles (Le Cann & Pingree, 1995).

En el Mar Cantábrico las corrientes de superficie fluyen hacia el este durante el invierno y la primavera, para posteriormente cambiar a dirección oeste en el verano. Este cambio produce afloramientos locales y costeros a los que se asocian fenómenos de alta productividad biológica, cuya importancia depende de la fuerza de las corrientes. En cuanto a las corrientes profundas, al final del otoño comienza la influencia de la corriente Poleward, que al llegar el invierno, viniendo de las costas portuguesas, y ayudada por los vientos de componente sudoeste entran en el Mar Cantábrico transportando aguas calientes y salinas a lo largo de la plataforma continental (Frouin *et al.* 1990, Pingree & Le Cann, 1990). Este flujo es conocido como la corriente de Navidad, y constituye el principal aporte de energía al Cantábrico durante el invierno (Gil & Sánchez, 2001).

Durante la primavera verano, los vientos del oeste alejan las aguas superficiales de la costa, y estas son reemplazadas por aguas subsuperficiales más frías, produciendo fenómenos estacionales de afloramiento y alta productividad (Botas *et al.*, 1990). Este fenómeno tiene su máxima intensidad en las costas del norte de Portugal y la costa oeste gallega, reduciendo su fuerza en el Mar Cantábrico desde Finisterre hasta Santander (Molina, 1972) y detectándose principalmente hasta Cabo Peñas (Botas *et al.*, 1990). La intensidad de estos fenómenos, junto con el cambio de dirección de las corrientes en el verano y la accidentada topografía de la zona producen remolinos o *eddies* de mesoescala, giros anticiclónicos de agua caliente que avanzan por el talud continental en dirección oeste con un diámetro de unos 100 km e influencia hasta los 1500 m de profundidad (Pingree & Le Cann, 1992a y 1992b). La variabilidad de escenarios ha sido relacionada con la fuerza de los reclutamientos de la merluza por los mecanismos citados previamente en sección 1.2.2, afectando no sólo a la merluza (Sánchez *et al.*, 2003a) sino también a otras especies como los gallos, *Lepidorhombus whiffiagonis* (Walbaum, 1792) y *Lepidorhombus boscii* (Risso, 1810) (Sánchez *et al.*, 2003b) o el jurel (Lavín *et al.*, 2003).

2.1 Métodos de muestreo

Una de las primeras cuestiones que se plantean al iniciar un estudio sobre alimentación es el método para el muestreo de los predadores (Bowen, 1983). En el caso de una especie que, como la merluza, habita a profundidades entre 30 y 1000 m y tiene gran importancia pesquera, el muestreo debe basarse, siempre que sea posible, en la pesquería dirigida a esta especie. Ésta en la zona de estudio, como se ha expuesto en el punto 1.2.5 utiliza distintos artes:

- **el palangre:** que no resulta apropiado para estudios de alimentación puesto que el uso del cebo para la captura distorsiona gravemente los datos de los predadores obtenidos como muestra, ya que atraerá preferentemente a predadores hambrientos. Sin embargo existen algunos trabajos a partir de muestreos con este arte de pesca, principalmente en especies cuya pesca mediante otros aparejos no es común, como el pez espada (*Xiphias gladius* Linnaeus, 1758) o algunos tiburones pelágicos (p. ej.: Stillwell & Kohler, 1982, 1985; Velasco & Quintans, 2000).
- **La volanta:** de cara al muestreo, tiene el problema de la selectividad respecto a la talla dado que sólo captura individuos de tamaño mediano o grande, y además dado que normalmente estos artes permanecen calados durante periodos de 12, 24 horas o incluso más, es posible que la digestión continúe durante este periodo sin que el predador pueda alimentarse, lo que se produciría una infraestimación de la cantidad de alimento. A pesar de no ser el arte más adecuado, se aprovecharon muestreos en barcos comerciales de volanta para obtener contenidos estomacales, especialmente para ampliar la muestra en los rangos de tallas mayores.
- **El arrastre:** es, dentro de los métodos disponibles, el arte de pesca más adecuado para el muestreo ya que en principio no hay ningún dato que haga suponer que esté sesgado en cuanto al estado de alimentación de los predadores y además en general se realiza en cortos espacios de tiempo, evitando el problema citado en el caso de la volanta y otros artes de enmalle. En este arte se han realizado la mayoría de los muestreos del presente trabajo y su principal limitación es que no puede faenar en las zonas de fondo rocoso.

Los datos utilizados en este estudio proceden de dos tipos distintos de muestreo:

- Las campañas de arrastre demersal que realiza cada año el Instituto Español de Oceanografía en aguas de Galicia y el Cantábrico para evaluar el estado de las poblaciones pesqueras y

estimar la fuerza del reclutamiento de estas especies, dentro de las cuales se han utilizado los datos recogidos en las siete campañas realizadas desde 1990 hasta 1996.

Por otra parte y para completar los datos trimestrales de las tallas más pequeñas se utilizaron los muestreos provenientes de tres campañas del mismo tipo realizadas en 1997 pero con distintos fines (enero: estudio de vedas en zonas del Cantábrico y Galicia, abril: calibración de artes de arrastre, y septiembre-octubre campaña de estimación de la fuerza del reclutamiento anual). Los datos obtenidos en estos muestreos, junto con los de un embarque comercial en julio de 1997 permitieron alcanzar el objetivo propuesto inicialmente.

- **Embarques de muestreo a bordo de barcos comerciales** de arrastre y volanta en la zona VIIIc del ICES, realizados en 1993 y 1994 dentro del proyecto "Discards of the Spanish fleet in ICES divisions ²" financiado por la Unión Europea, y en la misma zona en 1997 dentro del proyecto "Consumption rates of predatory fish relevant for multispecies assessment in the North Sea and the Atlantic off Spain and Portugal ³" (CORMA) financiado asimismo por la Unión Europea.

La metodología del muestreo, especialmente la del análisis de los contenidos estomacales, ha sido básicamente la misma a lo largo de todo el estudio, aunque con ligeras modificaciones debidas a las diferentes condiciones de trabajo en las campañas de prospección pesquera y en los barcos comerciales y a la aparición de una nueva técnica que permitió determinar mejor la posible regurgitación del alimento.

2.2 Metodología del análisis de los contenidos estomacales

Los contenidos estomacales se analizaron a bordo cuantitativamente obteniéndose datos de frecuencia, numéricos y volumétricos (Hyslop, 1980). Para la estimación del volumen del contenido estomacal se utilizó un trofómetro (Olaso, 1990). Éste, ilustrado en la Figura 5, consiste en una bandeja que tiene excavados medios cilindros de distinto diámetro y calibrados en centímetros cúbicos a intervalos fijos, de tal forma que, colocando el bolo alimenticio en el molde al que se ajuste mejor y amoldándolo al mismo, se obtiene una medida del volumen de dicho bolo

² "Descartes de la flota española en las Divisiones ICES"

³ "Tasas de consumo de peces predadores relevantes para los modelos multispecíficos de evaluación en el Mar del Norte y las costas Atlánticas de España y Portugal"

alimenticio. La fiabilidad del volumen medido con el trofómetro frente al volumen medido mediante probetas y frente al peso fue estudiada por Olaso (1990).

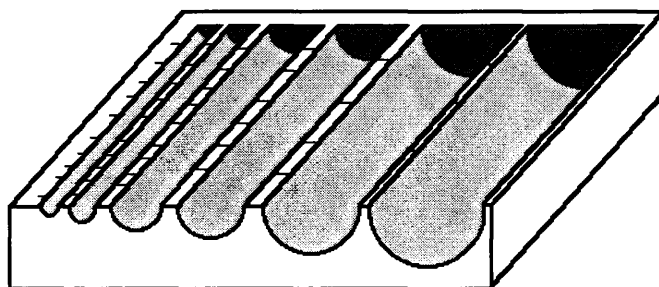


Figura 5. Ilustración de un trofómetro como el utilizado para la estimación del volumen de los contenidos estomacales.

Para el presente estudio se utilizaron los mismos datos empleados por Olaso (1990), pero las fórmulas de regresión se recalcularon con nuevos datos en el extremo inferior de la curva y un modelo potencial, dado que con los modelos lineales aplicados en el citado trabajo, los volúmenes muy pequeños del trofómetro resultaban en valores negativos, tanto de volumen real como de peso. En la Figura 6 se muestran las nuevas curvas de regresión del peso y el volumen real respecto al volumen medido con el trofómetro ajustadas según un modelo potencial ($Y = a \times X^b$) cuyos parámetros se resumen en la Tabla 1.

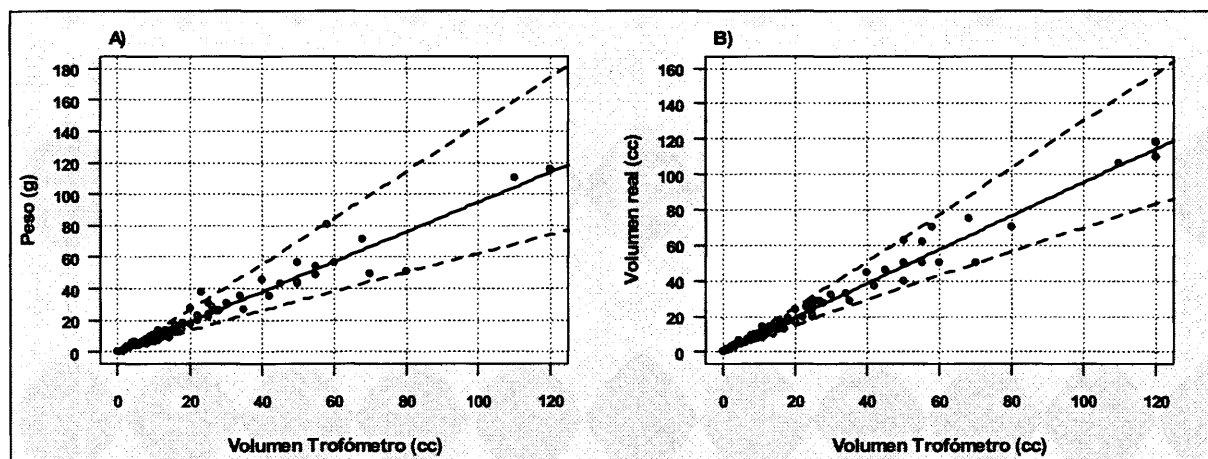


Figura 6. Curvas de regresión de: A) Volumen medido con el trofómetro respecto al peso. B) Volumen medido con el trofómetro respecto al volumen real medido con probetas (intervalos de confianza del 95%).

Aunque en las curvas de regresión obtenidas (Figura 6) se observe que existen pocos datos para volúmenes por encima de 60 cc, y que los intervalos de confianza son muy amplios para estos valores, hay que señalar que sólo un 10% de los 5663 estómagos con alimento contenían más de 60 cc, y no llegan al 4% los que contienen más de 80 cc.

Tabla 1. Parámetros de las regresiones potenciales del peso y el volumen real frente al volumen medido con el trofómetro.

Variable dependiente	a	b	R ²	n
Volumen real	0.9621	0.9947	0.9974	115
Peso	0.9327	0.9932	0.9954	115

La principal ventaja de este método, basado en el desarrollado por el grupo de biólogos del *National Marine Fisheries Service* (NMFS) de Woods Hole (Bowman, 1982), es que permite obtener prácticamente la misma información que los métodos gravimétricos sobre la importancia relativa de los distintos tipos de presa, pero se puede realizar a bordo de cualquier tipo de barco, sin necesidad de recolectar todos los contenidos estomacales para su posterior análisis y pesado en laboratorio, con lo que se reduce mucho el tiempo dedicado al muestreo y al análisis de los contenidos estomacales. Además este método se adapta bien a las condiciones de trabajo tanto de las campañas de investigación como de los muestreos en barcos comerciales, donde las condiciones de trabajo, a menudo, no permiten la recolección de los estómagos para su posterior análisis en laboratorio. La aplicación de este método es posible en la merluza porque el tamaño de sus presas suele permitir una fácil determinación de las mismas de *visu*, sin ser necesaria la utilización de instrumentos ópticos, aunque en las campañas de investigación se utilizara a menudo una lupa microscópica en el caso de los contenidos estomacales de los individuos más pequeños.

En el esquema de la Figura 7 se resume la metodología del análisis de los contenidos estomacales con sus distintas variantes debidas a la introducción de nuevas técnicas o al tipo de muestreo en barcos comerciales o campañas. De cada predador se tomaban los siguientes datos:

- **Talla:** total al centímetro inferior
- **Sexo:** machos, hembras e inmaduros, entre de los cuales se consideraron prácticamente todos los individuos por debajo de 20 cm. A partir de esta talla se intentó sexar todos los peces, aunque en algunos casos, especialmente en los barcos comerciales donde la iluminación no siempre era la más conveniente, no fue posible; estos casos se anotaron como indeterminados.

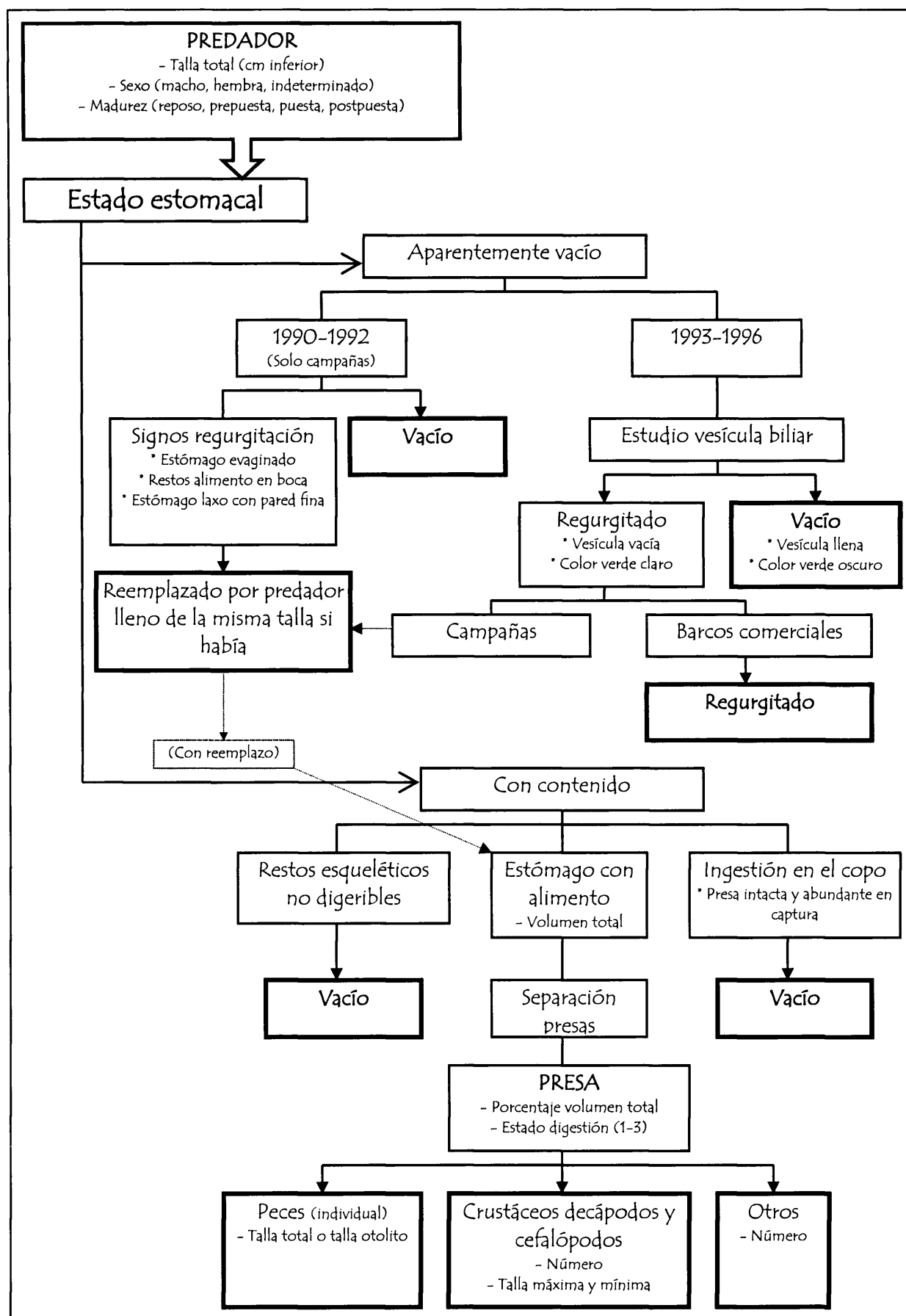


Figura 7. Esquema de la metodología de análisis de los contenidos estomacales.

- **Madurez:** clave de visu con cuatro estados:
 1. **Reposo:** sin ovocitos visibles o esperma al cortar la gónada;
 2. **Prepuesta:** con ovocitos opacos o con esperma al cortar,
 3. **Puesta:** con algunos ovocitos translúcidos o esperma que fluye al presionar ligeramente el abdomen del pez
 4. **Postpuesta:** gónadas hemorrágicas y con escasos ovocitos o esperma.

Junto a estos datos se anotaba la campaña y el lance del muestreo al que pertenecía para relacionarlo con una localización geográfica, una profundidad y una fecha. A continuación se procedía al análisis del estómago.

Si este se hallaba vacío, hasta 1992 incluido, se observaban los posibles signos de regurgitación: el que el estómago estuviera evaginado o muy laxo (indicación de que ha contenido algo en su interior y aún no ha recuperado su forma habitual) o la presencia de restos de alimento digerido en la boca; en caso de que se diera alguna de estas circunstancias se buscaba un predador lleno de la misma talla y se analizaba su contenido estomacal. En el caso de que no hubiera signos de regurgitación el estómago se anotaba como vacío, repleción 0 cc.

A partir de 1993, la posible regurgitación del alimento se estudió siguiendo el criterio de la vesícula biliar de Robb (1992), según el cual un predador que esté digiriendo una presa utilizará los jugos biliares en la digestión y, por tanto, tendrá la vesícula biliar vacía o casi vacía; mientras que un predador que no haya consumido ningún alimento no habrá utilizado los jugos biliares y por tanto tendrá la vesícula llena. Además, dicho autor, comprobó que el color de los jugos biliares presentes en la vesícula iba tornándose más oscuro al aumentar el tiempo desde su utilización en la digestión. La validez de este criterio para la merluza se comprobó observando la vesícula de los predadores con alimento digerido en su estómago, en los cuales el estado de la vesícula biliar coincidía con el descrito por Robb en el merlán, mientras que en los predadores con el estómago vacío se encontraron tanto vesículas llenas como vacías, detectándose a menudo en este último con los signos de regurgitación utilizados como indicadores hasta 1992.

El tratamiento de los estómagos regurgitados fue distinto en los embarques comerciales y en las campañas variando de la siguiente forma:

- **Comerciales:** al analizarse toda la captura, los estómagos regurgitados se anotaron siempre como tales, clasificándose en vacíos, llenos y regurgitados utilizándose el criterio de Robb para determinar la posible regurgitación del alimento.
- **Campañas hasta 1992 incluido:** al estudiarse distintas especies de predadores a menudo no había tiempo para analizar toda la captura de merluza, especialmente en los rangos más pequeños, y los individuos con signos de regurgitación eran descartados y reemplazados por otros del mismo rango de talla, quedando clasificados en vacíos y llenos.
- **Campañas desde 1993:** con el análisis de la vesícula biliar la determinación de los regurgitados se consideró más precisa, con lo que, para reflejar en los muestreos los porcentajes reales de vacuidad se optó por reemplazar los individuos regurgitados por otros con alimento de la misma talla cuando los había, y cuando no clasificar los estómagos como regurgitados. La razón de esta estrategia de muestreo es que se considera prioritario conocer la composición de la dieta frente al porcentaje real de regurgitación, y por tanto lo importante es tener datos de estómagos llenos y conocer sus presas. Si el muestreo se hubiese limitado a abrir 10 predadores por rango de talla, en ocasiones sólo se hubiera obtenido información de dos o tres estómagos llenos, siendo el resto regurgitados y vacíos, con lo que los datos reales sobre la composición de la dieta serían muy escasos.

Debido a este tipo de clasificación de los estómagos regurgitados, en el estudio de la incidencia de la regurgitación en la merluza sólo se utilizarán los estómagos analizados en los embarques comerciales, puesto que en las campañas no se conserva registro del porcentaje real de regurgitación.

En el caso de los estómagos llenos se medía el volumen total del contenido con el trofómetro y a continuación se separaban las presas tratando de determinarlas al nivel de especie en el caso de peces, crustáceos decápodos y cefalópodos, y en taxones superiores en el resto de los casos.

De cada taxón presa se medía:

- **Porcentaje del volumen total** del contenido estomacal.
 - **Grado de digestión:** con una escala cualitativa de tres estados: 1: no digerido o fresco, 2: digestión iniciada, 3: muy digerido.
-

- **Talla de la presa:** en el caso de los peces se medía la talla total en milímetros de cada individuo o del otolito cuando el estado de digestión no permitía tomar la talla total. En los crustáceos decápodos y los cefalópodos se anotaba el número de individuos y se medía, también en milímetros, la talla máxima y mínima (total en los Natantia, cefalotórax en el resto de los crustáceos decápodos y manto en los cefalópodos).
- **Tamaño de las partes duras:** en el caso de los peces-presa muy digeridos cuya talla total no se podía determinar se midió al medio milímetro más cercano la talla del otolito. Igualmente cuando no se podía medir la talla total de crustáceos con quelas se midió la de éstas, midiéndose siempre la más robusta.

Cuando la identificación al nivel de especie no era posible se asignaba la presa a un taxón superior. Las presas que, tanto por su estado de digestión muy fresco como por su gran abundancia en la captura del lance, parecían haber sido ingeridas en el copo durante la pesca, no fueron tenidas en cuenta, al igual que los restos esqueléticos que, por su composición, no son digeribles y no se conoce su proceso de evacuación del estómago, con lo que no es posible saber cuando han sido ingeridos.

La bibliografía utilizada para la clasificación sistemática de los distintos grupos ha sido:

En la clasificación de los **peces** se utilizó la de Whitehead *et al.* (1986). Además se incluyó un grupo por encima de orden para agrupar a gobioides y callionimoideos dado que, en numerosas ocasiones, el estado de digestión no permitía diferenciar entre estos dos órdenes, pero si diferenciar que la presa en cuestión pertenecía a uno de ellos.

Para los **crustáceos** se ha utilizado la clasificación hasta familia dada por Bowman & Abele (1982). Dentro de cada grupo se utilizó bibliografía más específica (Holthuys, 1980; Smaldon, 1979; Ingle, 1980; Ingle, 1993; Nouvel, 1950; Mauchline, 1984). Dentro de los crustáceos decápodos se han utilizado dos agrupaciones taxonómicas de nivel superior a familia que no aparecen en el citado trabajo de Bowman y Abele: la supersección Natantia y la sección Macrura reptantia. En ambos casos se trata de grupos ya en desuso pero claramente definidos en el pasado (Zariquiey, 1968) y a los que se asignan numerosas presas que, de otra forma, sólo se podrían clasificar como decápodos indeterminados, con la consiguiente pérdida de información especialmente en el caso de los natantias.

En la clasificación de los **moluscos** se utilizaron dos fuentes distintas, para los gasterópodos, cuya representación en la dieta de la merluza es prácticamente anecdótica, se utilizó el trabajo de Ortea

(1977), mientras que para los cefalópodos se utilizó el trabajo de Guerra (1992), con los superórdenes Decabrachia y Octobrachia tal y como se definen en el citado trabajo.

En cuanto a la nomenclatura en castellano de las distintas especies se utilizó el trabajo de (Crespo y Ponce, 2003).

2.3 Muestreo en campañas oceanográficas

Las campañas de investigación en las que se analizaron los contenidos estomacales utilizados en este estudio se realizaron todos los años entre 1990 y 1996 (Tabla 2). Estas campañas se engloban dentro de una serie histórica cuyos principales objetivos son la evaluación de los recursos pesqueros y la estimación de la clase anual de merluza, gallos y jurel (Sánchez, 1994a); por ello se realizan en otoño, la época de mayor reclutamiento de las citadas especies. Todas ellas se realizaron a bordo del B/O Cornide de Saavedra, cubriendo el área de trabajo comprendida entre el Cabo Finisterre y la desembocadura del río Bidasoa y siguiendo un muestreo estratificado al azar con 12 subestratos (Sánchez, 1994a) determinados por la combinación de cuatro sectores geográficos y tres límites de profundidad:

- Sector 1: del cabo Finisterre al cabo de Estaca de Bares: Galicia norte
- Sector 2: del cabo de Estaca de Bares al cabo de Peñas: Cantábrico occidental, Asturias.
- Sector 3: del cabo de Peñas al cabo de Ajo: Cantábrico central, Asturias y Cantabria
- Sector 4: del cabo de Ajo a la desembocadura del río Bidasoa: Cantábrico oriental.
- Estrato A: de 30 a 100 metros.
- Estrato B: de 101 a 200 metros.
- Estrato C: de 200 a 500 metros.

Para el diseño del muestreo se dividió el área de trabajo en cuadrículas de 5x5 millas náuticas, muestreándose un número por estrato proporcional a la superficie del mismo según el tiempo disponible en cada año. En la Figura 8 se muestra la situación de todos los lances realizados a lo largo de las campañas entre 1990 y 1996.

En las campañas todos los lances se realizaron durante el día y tuvieron una duración de 30 minutos a una velocidad aproximada de 3 nudos. En las pescas se utilizó un arte de arrastre tipo baka con 20 mm de luz de malla en el copo. En cada lance, una vez separada toda la muestra del copo por especies, se cogían al azar 10 merluzas por rango de tallas de 5 en 5 cm hasta los 30 cm y se analizaban todas las mayores de esta talla siguiendo la metodología previamente descrita. (Para

una descripción más detallada tanto de la metodología en las campañas, como de las características del arte utilizado en las pescas consultar Sánchez (1993 y 1994)).

Tabla 2. Campañas de prospección pesquera realizadas, fecha de inicio, fecha de fin y número de lances (entre paréntesis figura el n° de ellos en que apareció merluza).

	Fecha inicio	Fecha fin	N° de lances	N° estómagos
Demersales 0990	20-SEPT	14-OCT	89 (63)	545
Demersales 0991	18-SEPT	11-OCT	80 (44)	368
Demersales 0992	16-SEPT	17-OCT	97 (62)	486
Demersales 0993	16-SEPT	06-OCT	95 (73)	629
Demersales 0994	26-SEPT	20-OCT	106 (95)	1466
Demersales 0995	01-OCT	25-OCT	101 (92)	1784
Demersales 0996	29-SEPT	22-OCT	101 (94)	1754
TOTAL			669 (523)	7033

Aparte de las campañas mencionadas hasta aquí, tres campañas realizadas en 1997 se utilizaron junto con un embarque en un arrastrero comercial para completar los datos de las tallas (y edades) menores en el estudio de la variación estacional y el consumo. Las campañas se realizaron: una en invierno (Vedas 1997) en la zona de Galicia, otra en primavera en el Cantábrico para calibrar dos artes distintos (la baca que se ha utilizado habitualmente en las campañas de arrastre demersal en el Atlántico español, y el GOV, utilizado en las campañas equivalentes por Francia, Escocia, Inglaterra e Irlanda), y por último la campaña anual de 1997. Este muestreo trimestral (si incluimos el embarque comercial de julio) se realizó dentro del proyecto CORMA⁴ para completar la información por trimestre de las tallas y edades menores de cara al objetivo principal del mencionado proyecto, que era, en lo que atañe a este trabajo, la estimación del consumo alimenticio de la merluza (entre otros gádidos y especies comerciales). Por esta razón los datos de 1997 se han utilizado sólo para el estudio de la variación estacional de la dieta y el consumo alimenticio, en el cual también se incluye la componente estacional.

⁴ Ver Referencia en el apartado 2.1.

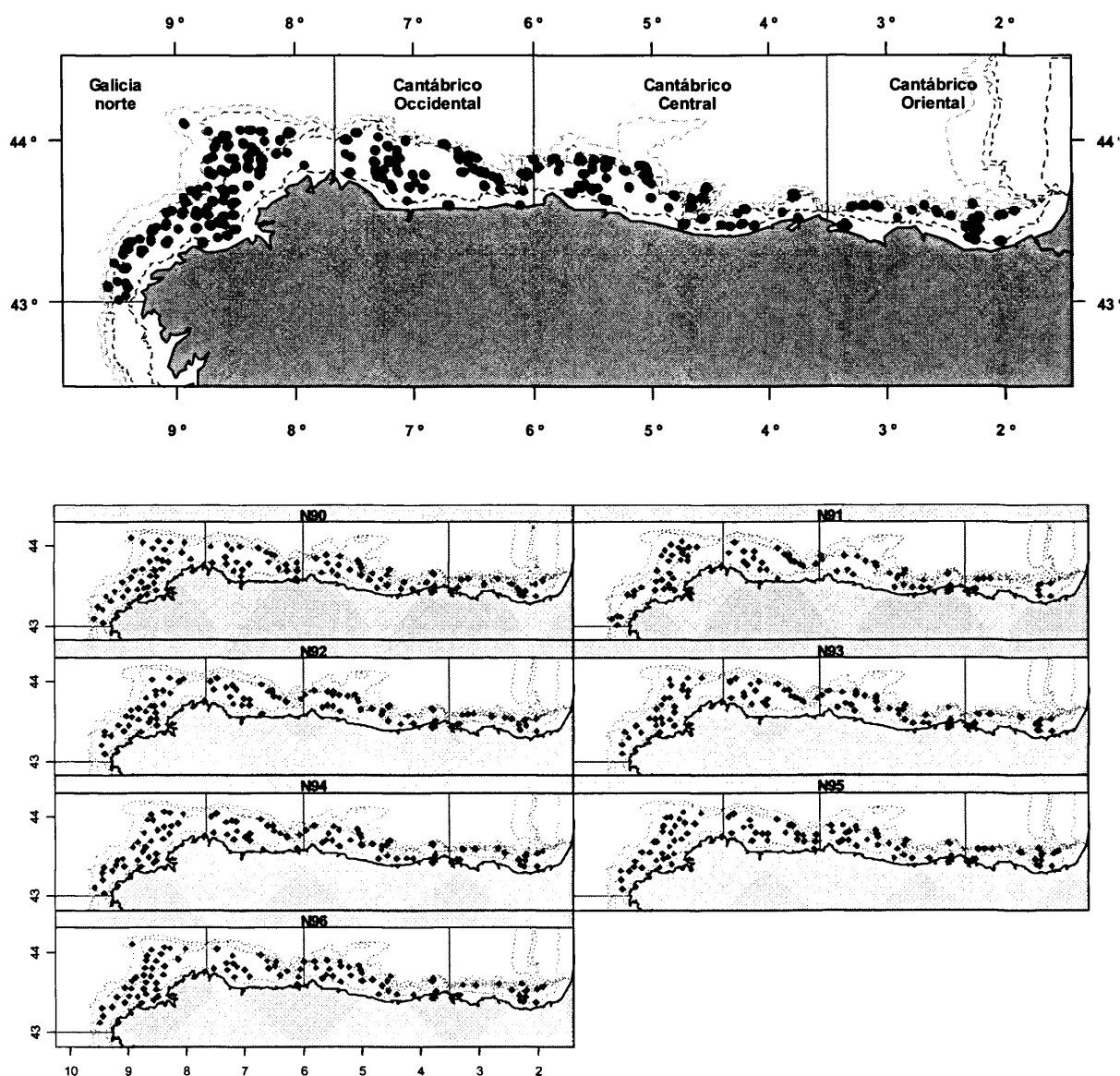


Figura 8. Situación de los lances de muestreo realizados en las campañas entre 1990 y 1996. Todos en el panel superior, por campaña en el inferior (de N90: 1990 a N96:1996) con líneas marcando los límites de los estratos geográficos utilizados.

2.4 Muestreo en barcos comerciales

En cuanto a los muestreos en barcos comerciales (Tabla 3), éstos se realizaron durante 1993 y 1994 y se limitaron a la zona del Cantábrico. Se embarcó en arrastreros de los puertos de Santander, Avilés, Gijón y en barcos de enmalle de Suances, Santoña, San Vicente de la Barquera y Colindres. Durante el primer año se realizaron dos embarques trimestrales en arrastreros, excepto en el cuarto trimestre en que sólo se realizó uno porque las condiciones meteorológicas no permitieron realizar el segundo. En 1994 el muestreo en arrastre fue mensual, a excepción del mes de enero, mientras que en enmalle fue trimestral para la volanta, excepto en el tercer trimestre, ya

que en esta época la mayor parte de la flota artesanal, entre la que se engloban los barcos que suelen pescar a la volanta, se dedica a la pesca del bonito, por lo que no se consiguió realizar ningún embarque en dicha flota.

Tabla 3. Resumen por trimestres de los embarques de muestreo realizados en barcos comerciales.

Trimestre	Nº embarques (Días)		Nº de lances		Nº Estómagos
	Arrastre	Volanta	Arrastre	Volanta	
1 ^{er} Trimestre 93	2 (8)	-	18	-	413
2 ^o Trimestre 93	2 (7)	-	28	-	248
3 ^{er} Trimestre 93	2 (5)	-	13	-	145
4 ^o Trimestre 93	1 (3)	-	7	-	186
1 ^{er} Trimestre 94	3 (16)	2 (2)	54	6	1423
2 ^o Trimestre 94	9 (27)	4 (4)	79	19	1714
3 ^{er} Trimestre 94	7 (27)	-	70	-	731
4 ^o Trimestre 94	8 (32)	1 (1)	106	3	1959
3 ^{er} Trimestre 97	1 (7)	-	-	-	-
Total	35 (132)	7 (7)	375	28	6819

En los muestreos en barcos comerciales la duración y situación de los lances (Figura 9) dependía del patrón de pesca y se realizaron tanto de día como de noche en profundidades entre los 47 m y los 837 m. En cada lance se analizaban los estómagos de toda la captura de merluza mayor de 20 cm, mientras que por debajo de esta talla sólo se cogían al azar 10 individuos de cada rango de 5cm por lance, debido a que estas tallas normalmente no se comercializan abiertas y al abrirlas se estropea la captura de los pescadores; en cualquier caso este rango de tallas es muy escaso en la muestra debido a que es poco accesible al arte comercial de arrastre e inaccesible a la volanta.

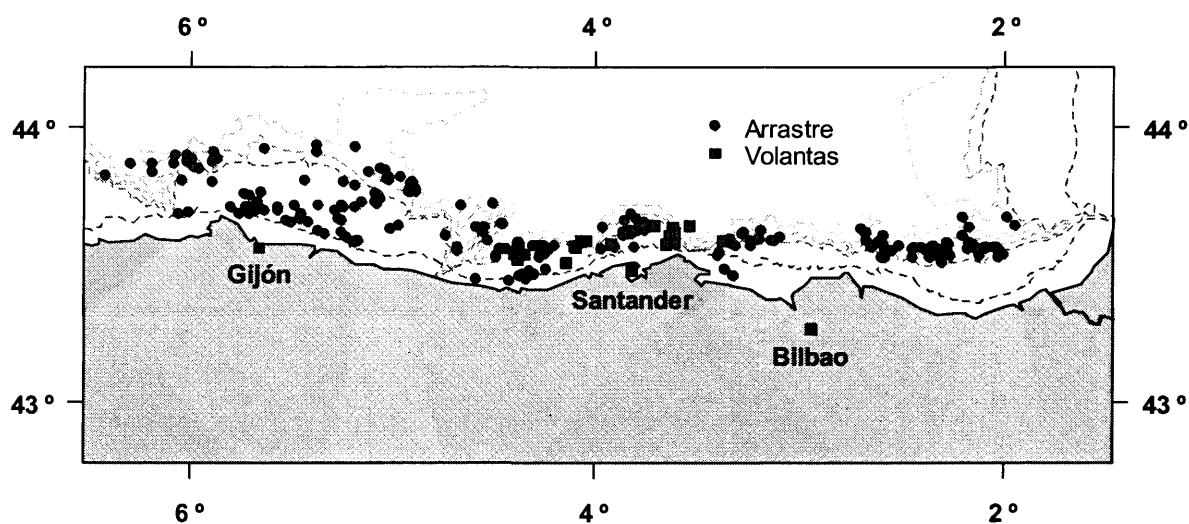


Figura 9. Situación de los lances realizados en 1993 y 1994 dentro del muestreo en barcos comerciales.

En los embarques comerciales, al haber un único muestreador dedicado al análisis de los contenidos estomacales, los datos eran grabados en una cinta magnetofónica al tiempo que se realizaba el muestreo y, una vez finalizado este, se pasaban a los correspondientes estadillos.

2.5 Métodos de análisis de la alimentación en el medio marino

Los estudios de alimentación pueden enfocarse de distintas maneras según cual sea su objetivo, a grandes rasgos podríamos clasificarlos en:

- Los que se centran en el estudio del espectro trófico de un predador (o varios), es decir de la composición de su dieta por presas. En ellos se pueden utilizar datos cualitativos de las presas (presencia-ausencia) o cuantitativos de distintos tipos, como se verá más adelante.
- Los que abordan la intensidad de alimentación, que en sentido estricto estudian el consumo de alimento de un predador, bien sea mediante experimentación en laboratorio o mediante inferencias a partir de datos de campo y modelos de evacuación gástrica. Pero también en un sentido más amplio se pueden englobar en este apartado el porcentaje de estómagos vacíos e índices que relacionan la cantidad de alimento ingerido frente al peso o talla del predador, bien sea como alimento en general bien por tipos de presa. Dentro de estos estudios podríamos encuadrar además la repleción máxima y media, factores relacionados con el consumo del predador.
- Por otra parte estarían los estudios centrados en la relación con el ecosistema, entre los que se incluirían los estudios de selectividad dentro de las presas disponibles en el medio y de los individuos dentro de un tipo de presa, o estudios de qué tipos de presa (desde el punto de vista ecológico) prefiere el predador.

Por supuesto estos tres apartados no son excluyentes entre si y hay aspectos que quedan a caballo entre ellos.

2.5.1 Estudio de la composición de la dieta

Respecto al tipo de datos utilizados, Bowen (1983) y Hyslop (1980) clasifican los estudios cuantitativos de la alimentación en aquellos que emplean datos de frecuencia, numéricos y volumétricos o gravimétricos:

- **Frecuencia:** utilizan el número de estómagos en que aparece la presa, el más común es el porcentaje en frecuencia (Fórmula 1). La principal ventaja de este método es que los datos necesarios para su cálculo son fáciles de obtener y ahorra mucho tiempo, sin embargo no da idea de la contribución real de la presa a la alimentación del predador.

$$\%F = \frac{\text{nº estómagos con presa } i}{\text{nº estómagos llenos}} \times 100$$

Fórmula 1. Porcentaje en frecuencia

- **Numéricos:** aquellos que se basan en el número de individuos de una presa que aparecen en los estómagos, el más utilizado es el porcentaje en número (Fórmula 2). Reflejan mejor que la frecuencia la contribución de la presa a la dieta, sin embargo suelen sobrestimar la importancia de las presas pequeñas y numerosas frente a las presas grandes cuando hay mucha variación en el tamaño de las presas.

$$\%N = \frac{\text{nº total presa } i}{\text{nº total presas}} \times 100$$

Fórmula 2. Porcentaje en número

- **Volumétricos:** se basan en la medida del volumen del contenido estomacal de cada una de las presas encontradas en los estómagos, el índice más común en la bibliografía es el porcentaje en volumen (Fórmula 3). Ofrecen la imagen más exacta de la importancia real de cada presa en la dieta desde el punto de vista del consumo energético del predador, las desventajas son las dificultades para estimar el volumen de las presas muy pequeñas y que este índice tiende a sobrestimar la importancia de presas ocasionales muy grandes.

$$\%V = \frac{\text{Volumen total presa } i}{\text{Volumen total presas}} \times 100$$

Fórmula 3. Porcentaje en volumen

- **Gravimétricos:** utilizan el peso, húmedo o seco, de las presas encontradas en los estómagos con la misma fórmula de los volumétricos. La información obtenida es prácticamente la misma que con los métodos volumétricos pero la medición suele ser más precisa, especialmente en el caso de las presas pequeñas. Sin embargo, la obtención de los datos es mucho más laboriosa dado que exige la recolección de las muestras para su análisis en laboratorio puesto que el pesado a bordo suele ser poco preciso. Por otra parte la conversión de los datos en volumen a peso se puede realizar mediante técnicas de regresión con un escaso error (Hyslop, 1980).

$$\%W = \frac{\text{Peso total presa } i}{\text{Peso total presas}} \times 100$$

Fórmula 4. Porcentaje en peso

Para Bowen (1983) la elección de los índices para la descripción de la dieta depende del objetivo del estudio, de modo que si éste es el análisis de la influencia de un predador sobre una población de presas, el porcentaje en número y la frecuencia de aparición son los índices más adecuados, mientras que si se pretende, como en el presente estudio, describir la dieta de un predador y la

importancia de las presas en la misma, el índice más adecuado es el porcentaje en volumen (peso) combinado con la frecuencia de aparición.

Por lógica, el estudio de aspectos de la alimentación como la intensidad de alimentación o la ración máxima y media requiere datos volumétricos o gravimétricos. Pero, como se ve por lo expuesto hasta aquí, para el estudio de la composición de la dieta y su caracterización, los tres métodos tienen ciertas ventajas y desventajas, por ello en la bibliografía se han propuesto numerosos índices que, combinando dos o tres tipos de datos de entre los citados, intentan reflejar la importancia de las presas dentro de la dieta del predador. A este respecto, MacDonald & Green (1983) demostraron que, a menudo, los tres tipos de índices están altamente correlacionados, y sugieren que la información que ofrecen suele ser redundante, con lo que una combinación de ellos suele complicar aun más las cosas; sin embargo, y a pesar de dicha correlación, no es fácil decidirse por uno de ellos puesto que, aunque limitadas, las diferencias que se encuentran entre ellos nos dan indicaciones muy importantes y a menudo complementarias, sobre la importancia de las presas en la dieta.

Tabla 4. Índices estudiados por Rosecchi & Nuaze (1985) con sus correspondientes fórmulas (a partir de los índices N, V y F definidos anteriormente) y sus autores. Se ha sustituido el porcentaje en peso por el correspondiente en volumen.

Índice	Fórmula	Autores
Índice alimentario (IA)	$IA = \frac{(F \times V)}{100}$	Lauzanne (1975)
Índice de importancia relativa (IRI)	$IRI = (N + V) \times F$	Pinkas <i>et al.</i> (1971)
Alimento principal o "Main food item" (MFI)	$MFI = \sqrt{\left(\frac{N + F}{2}\right) \times V}$	Zander (1982)
Coefficiente alimentario (Q)	$Q = N \times V$	Hureau (1970)
Importancia relativa del alimento 'a' (RIa)	$RIa = \frac{100 \times (F + N + V)}{\sum_{a=1}^n (F + N + V)}$ n = clases de presas	George & Hadley (1979)

Rosecchi & Nouaze (1985) estudiaron cinco de estos índices combinados más comunes en la bibliografía (ver Tabla 4), examinando la información aportada por cada uno según las distintas categorizaciones de los resultados propuestas por sus autores. Sus resultados indican que, por las categorizaciones de las presas que ofrecen, se pueden agrupar en dos clases: el IRI y el RIa, que dan más peso a las especies abundantes y frecuentes, y los otros tres, que destacan las presas en las que los tres índices básicos (N, F y V) tienen valores medios o elevados. Así mismo, estas autoras, propusieron una nueva forma de categorizar los datos obtenidos, consistente en seleccionar un índice de cada uno de los dos grupos definidos anteriormente, transformar los correspondientes

índices a porcentajes, ordenar las presas de mayor a menor abundancia y establecer el porcentaje acumulativo del índice. Una vez realizada esta clasificación las presas se caracterizan como preferentes o dominantes hasta el 50% o más, secundarias hasta el 75% o más y accesorias las restantes. Todo ello sin perder de vista los valores originales de los índices de frecuencia, volumen y número a la hora de extraer conclusiones.

2.5.2 Índices ecológicos

Tal y como argumenta Krebs (1989), "el análisis de la dinámica de una comunidad se mide en parte por cómo los organismos utilizan su medio. (...) Dado que el alimento es una de las más importantes dimensiones del nicho, el análisis de la dieta está íntimamente relacionado con el problema de la especificidad del nicho". Dos de los principales conceptos ecológicos en el análisis de la dieta son la amplitud de dieta o diversidad trófica y el solapamiento de dietas. El primero da idea de la especialización de una población, o grupo, de ésta desde el punto de vista del aprovechamiento alimenticio de los recursos disponibles; el segundo da una idea de hasta qué punto dos poblaciones o grupos de ellas utilizan los mismos recursos alimenticios o están especializadas en recursos distintos. De entre los distintos índices propuestos para medir la amplitud de dieta, en el presente trabajo se ha decidido utilizar el índice de diversidad de Shannon-Wiener, propuesto por Colwell & Futuyama (1971), (citado en Krebs, 1989) para medir la amplitud de dieta, calculado mediante la fórmula:

$$H' = - \sum_n p_j \log p_j$$

Donde H' es el índice de diversidad de Shannon-Wiener, p_j la proporción de utilización del recurso j (proporción del recurso j en los estómagos del predador estudiado, bien en número de individuos o en volumen/peso estomacal) y n el número total de recursos utilizados por el total de la población considerada. Esta medida se puede calcular en logaritmos de base e, 10, o como habitualmente se hace en la teoría de la información en base 2. En el presente trabajo se utilizó el logaritmo en base e. Este índice, comparado con el habitualmente más utilizado de Levins, da relativamente más peso a los recursos escasos que a los más abundantes (Krebs, 1989), y dados los altos porcentajes de *M. poutassou* en la dieta de la merluza se ha considerado apropiado el uso del índice de Shannon-Wiener intentando así acentuar las diferencias en diversidad entre distintos grupos de predadores (sexos, rangos de talla, profundidades, etc.)

Para el estudio del solapamiento de dietas se ha empleado el índice de Horn (Horn, 1966), tanto con datos en volumen de presas como en número de presas. Este índice tiene la ventaja de que, excluyendo del índice de Morisita (que sólo se puede utilizar con datos en número, ni siquiera con números medios por individuo, Krebs, 1989), es la medida de solapamiento menos afectada por cambios en el número de categorías presa, talla de la segunda muestra y la equitabilidad de los recursos (Smith & Zaret, 1982; Ricklefs & Lau, 1980). Su fórmula es:

$$R_o = \frac{\sum [(p_{ij} + p_{ik}) \times \log(p_{ij} + p_{ik})] - \sum [p_{ij} \times \log(p_{ij})] - \sum [p_{ik} \times \log(p_{ik})]}{2 \times \log(2)}$$

Donde R_o es el índice de Horn entre las especies j y k ; p_{ij} y p_{ik} la proporción del recurso i en el total de los recursos utilizados respectivamente por las especies o grupos del predador j y k ($i = 1, 2, \dots, n$); y n el número total de recursos que aparecen entre las dos especies o grupos del predador. El índice varía entre 0 cuando no coincide ningún recurso, y 1 cuando todos los recursos coinciden en sus proporciones entre ambas especies. El índice de Horn se calculó a partir de los grupos presa utilizados en la ordenación de los rangos de talla según la composición de la dieta (Apartado 3.1.3.2), para evitar la contribución espuria al solapamiento de grupos de presas indeterminados y por tanto poco informativos (p. ej. crustáceos o peces indeterminados), o de presas anecdóticas. Siguiendo el criterio de Wallace (1981) se consideran solapamientos significativos los que alcanzan un valor superior a 0.6.

Cuando se comparan índices entre especies, muestras o clases de tallas, es importante tener una estimación de la variabilidad y confianza de los valores de estos índices. Tanto para el índice de amplitud de nicho como para el solapamiento se calcularon los intervalos de confianza bootstrap con corrección del sesgo (Efron & Tibshirani, 1986) tal y como se propone en Hall *et al.* (1990) y Labropoulou *et al.* (1999) para el índice de solapamiento de Morisita y el de amplitud de nicho de Levins. Según Hall *et al.* (1990) el bootstrap tiene varias ventajas frente a otros métodos (Delta o jack knife), entre las que destacan que sus asunciones no exigen que la probabilidad de que una presa aparezca en un estómago sea independiente de las otras presas presentes en el mismo, y que simulaciones bootstrap indican que la amplitud de dieta y el solapamiento a menudo tienen distribuciones sesgadas, con lo cual son preferibles intervalos de confianza no simétricos obtenidos por bootstrap a intervalos simétricos obtenidos por otros métodos. El bootstrap se realizó remuestreando sobre los estómagos de las muestras originales y se utilizaron 1 000 remuestreos para estimar el intervalo de confianza, obteniéndose los intervalos al 95%.

2.5.3 El problema de la regurgitación

En el caso particular de la merluza, así como en el de otros gádidos y en general especies de peces fisoclistos con vejiga natatoria desarrollada, la regurgitación del alimento, producida tanto por el cambio de presión como por el estrés en la captura, puede producir importantes sesgos, principalmente en los estudios de la intensidad de alimentación pero también en los de la composición de la dieta (Bowman, 1986; Hislop *et al.*, 1991; Staniland *et al.*, 2001). Estos sesgos son especialmente importantes cuando se comparan rangos de talla distintos o incluso muestras recogidas a distinta profundidad, dado que ambos factores influyen en la regurgitación de los contenidos estomacales (Bowman, 1986; Staniland *et al.*, 2001). Por ello en el presente trabajo a la hora de calcular la mayoría de los índices de repleción (volumen estomacal medio, volumen estomacal en porcentaje del peso del cuerpo, etc.) se utiliza un factor de corrección dado por Hislop *et al.* (1991), consistente en calcular la media de una muestra multiplicando por el factor expuesto en la Fórmula 5, en vez de dividir por el número total de estómagos muestreados.

$$\frac{F + R}{F \times (F + R + E)}$$

Fórmula 5. Factor de corrección de regurgitados

Donde F , R y E son respectivamente el número de estómagos llenos, regurgitados y vacíos en el total de la muestra considerada⁵. Este factor se interpretaría como corregir la media para reflejar una población en la que no existiesen los regurgitados, por lo que utilizar este factor de corrección nos permite interpretar, por ejemplo, el volumen medio total como el contenido estomacal medio del predador que se encontraría en dicha población.

⁵ La deducción matemática de este factor, no expuesta en Hislop *et al.* (1991), sería:

$$\begin{aligned} \frac{F + R}{F + R + E} = \frac{F}{F + X} &\Leftrightarrow F + X = \frac{F \times (F + R + E)}{F + R} \Leftrightarrow X = \frac{F \times (F + R + E)}{F + R} - F \Leftrightarrow \\ X = \frac{F \times (F + R + E) - F \times (F + R)}{F + R} &= \frac{F \times E}{F + R} \end{aligned}$$

Donde X es el número de estómagos vacíos que correspondería al total de estómagos llenos si excluimos los regurgitados. Si con este factor de corrección pretendemos obtener la media de una población en la que no existiesen regurgitados, deberíamos dividir la muestra por el número total (llenos más vacíos) de estómagos, con lo que tendríamos:

$$\frac{1}{F + X} \text{ Sustituyendo } X = \frac{1}{F + \frac{F \times E}{F + R}} = \frac{1}{\frac{F \times (F + R) + F \times E}{F + R}} = \frac{F + R}{F \times (F + R + E)}$$

2.5.4 Cálculo del volumen y del número de presas medios

A la luz de lo expuesto en el apartado anterior y siguiendo lo aplicado por Hislop *et al.* (1991) con datos en peso, el cálculo del volumen medio de un grupo de predadores, por ejemplo un rango de tallas, se calcula como:

$$V = \frac{F + R}{F \times (F + R + E)} \sum_{i=1}^N V_i$$

Fórmula 6. Cálculo del volumen estomacal medio de un grupo de predadores

Donde V_i es el volumen estomacal del predador i y N el número total de predadores estudiados dentro del rango de tallas considerado. La misma fórmula se aplica para el número medio de presas, sólo que cambiando V_i por el número de presas en el estómago del predador i .

Un problema derivado de la utilización de esta fórmula es el cálculo de los intervalos de confianza de estas medias, ya que no tenemos una fórmula para calcular su varianza y su desviación estándar. Por ello la solución adoptada ha sido la utilización de técnicas bootstrap remuestreando 1 000 veces sobre la muestra original de estómagos, y utilizar la metodología dada por Efron & Tibshirani (1986) para calcular los intervalos de confianza al 95% mediante los percentiles 2.5 y 97.5. El número de remuestreos se decidió en función de la variabilidad de las estimaciones de los intervalos de confianza obtenidas comparando los resultados con 100, 200, 500, 1 000, 2 500 y 5 000 remuestreos, que en general se estabilizaban a partir de 1000 remuestreos, con variaciones de los valores estimados en general de menos del 2%.

Otro problema asociado a la utilización de este factor de corrección en el cálculo del volumen estomacal medio o el número medio de presas es el tamaño de muestra, ya que aunque el número total de estómagos pueda parecer suficiente para un cálculo representativo, hay que tener en cuenta que lo que realmente va a determinar la representatividad del resultado final va a ser el número de estómagos con alimento y el de vacíos, actuando el número de regurgitados como un factor multiplicativo del resultado final. De hecho, cuando se utilizan técnicas de bootstrap con pocos estómagos con alimento a menudo se obtiene una distribución polimodal de los resultados de los remuestreos. Por todo ello, en cada caso, se han observado los resultados y la distribución de los remuestreos bootstrap, y sólo se han calculado las medias cuando se disponía de una muestra de 100 estómagos y, al menos 30 de ellos con alimento.

2.5.5 Estudio de la intensidad de alimentación

El estudio de la intensidad de alimentación, se puede enfocar desde tres puntos de vista, dos de ellos relativos, el porcentaje de estómagos vacíos y el porcentaje de alimento respecto al tamaño del cuerpo del predador, que sirven más bien para comparar la intensidad de alimentación entre distintos grupos, bien sea de tallas, sexos, profundidades, etc. Y un tercer enfoque absoluto que estudia el consumo de alimento de dicho predador. Más en detalle estos métodos son:

- El porcentaje de estómagos vacíos frente al de llenos constituye la parte más sencilla de la estimación de la intensidad de alimentación, ya que refleja la proporción de predadores que se están alimentando en el momento del muestreo, y evidentemente una población o grupo de individuos con un menor porcentaje de estómagos vacíos tienen una intensidad de alimentación mayor que un grupo con un porcentaje de vacuidad mayor.
- La cantidad de alimento con respecto al tamaño o peso del predador, esta cantidad de alimento puede ser de un taxón presa concreto o del total de ellas, es decir el contenido estomacal en conjunto. Con este enfoque se pretende eliminar en términos comparativos la variación del factor del tamaño del predador en su alimentación, ya que evidentemente la cantidad de alimento que necesita cualquier ser vivo ha de estar relacionada, entre otros factores que puedan influir, con su propia biomasa. Dado lo comentado en el punto anterior en este caso es también lógico tener en cuenta los estómagos vacíos y los regurgitados.
- El consumo que realiza el predador se puede estudiar mediante dos enfoques distintos: un enfoque directo en el que se toma el predador como una caja cerrada, o a través de métodos bioenergéticos:
 - Estos últimos consisten en realizar un balance de los requerimientos energéticos del predador en todas sus funciones vitales (crecimiento, actividad natatoria, excreción, reproducción, etc.), y a partir de ellos y de la eficacia del predador en la conversión del alimento en energía, hacer una estimación del consumo que realizará en unidades de energía. En muchos casos este enfoque se considera más un complemento para comprobar las estimaciones de los métodos directos que un método independiente. El método bioenergético no se explicará en detalle al no ser utilizado en el presente estudio.

- El enfoque directo incluye un paso inicial de modelización, normalmente en laboratorio (o utilizando modelos ya descritos), de la evacuación gástrica del predador, que a continuación es utilizada con datos de campo de los contenidos estomacales del predador para estimar el consumo. Este enfoque se explica con más detalle en el Apartado 2.5.6.

Los estudios de consumo están adquiriendo una importancia creciente para los modelos de evaluación multiespecíficos y también para el estudio del efecto del consumo de alimento en el crecimiento de los peces. El consumo de alimento por los predadores es una de las incertidumbres actuales en los modelos multiespecíficos, que además se traslada a las estimaciones de la mortalidad natural utilizadas tanto en los modelos monoespecíficos como multiespecíficos. Por otra parte los estudios de consumo basados en el método bioenergético pueden contribuir a validar las estimaciones del crecimiento obtenidas por otros métodos.

Para estandarizar respecto al tamaño del predador, se han propuesto numerosos índices que normalmente dividen de alguna forma la repleción estomacal por el peso o una estimación del tamaño del predador. Este es el caso del Índice de Repleción Parcial (conocido en la bibliografía como PFI del inglés *Partial Fullness Index*) propuesto por Lilly & Fleming (1981). Y, como modificación de éste, el índice de repleción total (TFI de *Total Fullness Index*), propuesto por Bowering & Lilly (1992) como la suma de los índices de repleción parciales de todas las presas del predador. En ambos índices se opta por la estandarización basada en dividir por la talla al cubo y posteriormente reescalar el índice multiplicando por 10^4 . El uso de la talla del predador en lugar de su peso a la hora de estandarizar los datos, se justifica porque aquella no es influida por los cambios en el peso del hígado, las gónadas o el estómago (Lilly & Fleming, 1981), y por lo tanto la estandarización obtenida es más efectiva como tal. Diversas modificaciones de estos índices se han utilizado en el caso de la merluza europea (Bozzano *et al.* 1997; Velasco & Olaso, 1998).

Sin embargo en el presente trabajo, y dado que se trata de un concepto más intuitivo, se decidió adoptar el índice conocido como porcentaje del peso del cuerpo (V%BW del inglés "body weight"), que en el presente trabajo y dado el problema de la regurgitación anteriormente tratado, se calculó como volumen en porcentaje del peso del cuerpo según la fórmula:

$$V\%BW = \frac{F + R}{F \times (F + R + E)} \times 100 \times \sum_{j=1}^F \frac{V_j}{W_j}$$

Fórmula 7. Índice de repleción en porcentaje del peso del cuerpo (V%BW)

Donde F , R y E son respectivamente el número de predadores con el estómago lleno, regurgitado o vacío muestreados, V_j el volumen del contenido estomacal del predador j ; y W_j el peso del predador j . Al no disponer de datos del peso individual de cada predador, se utilizó el obtenido a partir de la regresión talla – peso (Piñeiro *et al.*, 1997: peso = $0.00558851 \times (\text{talla} + 5)^{3.06062675}$). El uso del peso del predador calculado a partir de la regresión talla – peso a la hora de estandarizar los datos, se justifica porque, como se ha dicho, no se disponía de los datos de los pesos de los predadores; pero además tiene la ventaja de no estar influida por los cambios en el peso del hígado, las gónadas o el estómago, como se señalaba en el caso de los índices anteriores. Al igual que en el caso del volumen y el número de presas medios, para calcular los intervalos de confianza del $V\%BW$ se utilizaron técnicas de bootstrap con 1 000 réplicas (Ver Apartado 2.5.4)

2.5.6 Estimación de consumo de alimento en peces con modelos de evacuación gástrica

Este método consiste en combinar datos de campo de contenidos estomacales con información sobre la tasa de evacuación gástrica (Bajkov, 1935; Daan, 1973; Pennington, 1985). En este enfoque se considera al predador como una caja cerrada en la que no se estudia la utilización del alimento, y está basado en la hipótesis de que en situación de equilibrio la tasa de consumo será igual a la tasa de evacuación gástrica (Bajkov, 1935). Para la estimación del consumo se combina la información sobre la tasa de evacuación gástrica con datos de campo de contenidos estomacales. Existen, sin embargo, una gran variedad de modelos para reflejar la evacuación gástrica (Eggers, 1977; Elliot & Persson, 1978; Temming & Andersen, 1994; Dos Santos & Jobling, 1995; Andersen, 2001), revisiones de los distintos modelos descritos se pueden encontrar en Jobling (1981 y 1986) y en Bromley (1994).

Uno de los principales problemas de muchos de estos modelos es que dependen del contenido inicial de alimento en el estómago, y éste es un dato difícilmente estimable a partir de estómagos recogidos en el mar. Por ello Jones (1974) desarrolló un modelo en el cual la tasa de evacuación gástrica es función únicamente del contenido estomacal en el momento del análisis mediante la fórmula:

$$\frac{dS}{dt} = -\rho S^\alpha$$

Donde S es el contenido estomacal en el momento del análisis y α y ρ son parámetros a estimar. Andersen (1998), a partir de experimentos en laboratorio con merlán (*Merlangius merlangius*, (Linnaeus, 1758)), demostró que ajustando α a 0.5, es decir a la raíz cuadrada del contenido

estomacal, el modelo es independiente de la cantidad de alimento inicial. Posteriormente este mismo autor (Andersen, 2001) amplió la validez del modelo a otros predadores del grupo de los gádidos como el bacalao (*Gadus morhua*, Linnaeus, 1758) y el carbonero (*Pollachius virens*, (Linnaeus, 1758)). Respecto a las variables que afectan la evacuación gástrica, Andersen (1999) demostró que en el merlán se podía explicar gran parte de la variabilidad incluyendo en el modelo, además del tamaño del predador y la temperatura, la densidad energética de las presas, que resulta ser según este autor la principal característica de la presa que influye en la tasa de evacuación. En su trabajo de 2001, Andersen amplió la validez del modelo con algunas modificaciones al bacalao y al carbonero; el modelo final incluyendo todas estas variables es:

$$dS/dt = \rho_{LTE} L^{\lambda} e^{\delta T} E^{-\mu} S^{0.5} \text{ g h}^{-1}$$

Donde L es la talla del predador, T la temperatura, E la densidad energética de la presa y S el contenido estomacal, mientras que λ , μ , δ y ρ_{LTE} son los parámetros del modelo. Este modelo tiene la ventaja frente al anterior (Andersen, 1999), en que el efecto de la densidad energética se regulaba mediante el modelo lineal $(1-\xi E)$, de responder más conservadoramente a valores extremos de densidad energética. Además, a partir de los resultados de estos tres trabajos se observa como los valores de los parámetros λ , μ , δ y ρ_{LTE} son muy similares para las tres especies de gádidos estudiadas. Así valores de $\lambda = 1.44$, $\mu = 0.86$ y $\delta = 0.078$ se ajustan a los experimentos de evacuación gástrica en las tres especies, mientras que en el caso de ρ_{LTE} se obtiene un valor de -1.29×10^{-3} para el carbonero y el merlán, y en el bacalao se obtenían valores de -1.57×10^{-3} .

Dada la proximidad taxonómica y las semejanzas tanto morfológicas como de comportamiento de la merluza europea con los tres predadores mencionados se decidió utilizar este modelo para aproximar la evacuación gástrica. Adoptándose finalmente el modelo del merlán y el carbonero dada su mayor semejanza de dieta y el carácter más ictiófago del carbonero (Andersen, 2001; Hislop, 1997) y el merlán (Hislop et al., 1991) frente al bacalao (Casas & Paz, 1996; Dos Santos & Falk-Petersen, 1989 entre otros) que los hacen más similares en este aspecto a la merluza (Pinnegar et al., 2003 presentan una comparación de la dieta de estas cuatro especies en la que se observa claramente la circunstancia mencionada). Por lo tanto el modelo de evacuación gástrica utilizado en este trabajo es:

$$dS/dt = -0.00129 L^{1.44} e^{0.078T} E^{-0.86} S^{0.5} \text{ g h}^{-1}$$

A partir de la hipótesis de Bajkov (1935) de que en equilibrio el consumo debe ser igual a la evacuación gástrica, Pennington (1985) concluyó que el consumo medio (C_{avg}) de una población de peces puede ser descrita por:

$$C_{avg} = \rho \text{ avg}[S^{\alpha}]_g \text{ h}^{-1}$$

En el presente trabajo el consumo medio por trimestre y edad se calculó como

$$C_Q = \frac{(F + R)}{F \times (F + R + E)} \times 2190 \times \sum_g dC_i/dt$$

Donde el quebrado en la segunda parte de la ecuación es el factor de corrección del efecto de los estómagos regurgitados (ver Sección 2.5.3), dC_i/dt es la tasa de consumo del i -ésimo predador de la edad y el trimestre correspondiente, y 2190 es el número de horas en un trimestre. Las raciones diarias se obtuvieron del mismo modo pero multiplicando por 24 h en vez de por 2190 h. Como en ocasiones anteriores los intervalos de confianza al 95% del consumo se obtuvieron mediante remuestreos bootstrap no paramétricos, remuestreando los estómagos dentro de cada trimestre y edad. Las estimaciones de temperatura, densidad energética de las presas y otros detalles sobre el cálculo se explican más detalladamente en el Capítulo 7.

Capítulo 3 Descripción general de la dieta. Evolución de la alimentación con la ontogenia de la merluza

3.1 Material y métodos

3.1.1 Origen de los datos utilizados

Para la descripción general de las presas que componen la dieta de la merluza se utilizaron los datos de los 5656 estómagos con alimento muestreados a lo largo de todo el periodo de muestreo, puesto que en este caso los estómagos vacíos no aportan ninguna información.

Tabla 5. Número de estómagos vacíos, llenos y regurgitados en cada rango de talla de los utilizados para los análisis de clasificación jerárquica y escalamiento multidimensional. (Regur.: regurgitados)

Nombre	T9	T12	T15	T18	T21	T24	T27	T30	T35	T40	T45	T50	T55	T60	T70	
Rango	9-11	12-14	15-17	18-20	21-23	24-26	27-29	30-34	35-39	40-44	45-49	50-54	55-59	60-69	70-90	TOTAL
Llenos	507	772	402	286	195	212	259	524	630	767	516	310	166	98	12	5656
Vacíos	509	604	387	245	200	197	239	443	636	911	708	393	283	118	17	5891
Regur.	138	225	148	102	100	84	103	229	245	330	263	169	96	55	18	2305
TOTAL	1153	1601	937	633	495	493	601	1196	1511	2008	1487	872	545	271	48	13852

Para el estudio de la variación de la alimentación con la talla y la variación sexual se utilizarán los 13 852 estómagos muestreados, cuya distribución por rangos de talla en cuanto a vacuidad y regurgitación queda reflejada en la Tabla 5. En el caso del estudio de la variación en la repleción y número de presas medias sólo se utilizaron los datos posteriores a 1992, debido a que anteriormente no se examinaba la vesícula biliar para determinar la regurgitación y esta puede tener importantes efectos en las estimaciones de repleción media.

3.1.2 Índices utilizados

En la descripción general de la composición taxonómica de la dieta se emplearon los índices N, V, F, IRI y MFI, como indicativos de la importancia de las presas dentro de la alimentación de la merluza, siguiendo las conclusiones de Rosecchi y Nouaze (1985) (ver apartado 2.5.1).

Para estudiar la evolución de la composición de la dieta con la talla se dividió el total de la distribución en los dieciséis rangos detallados en la Tabla 5 y se obtuvieron los totales en número y volumen por taxón presa. Los rangos de talla utilizados, de tres en tres centímetros hasta los 30 cm y de cinco en cinco hasta 60 cm con dos rangos para los individuos mayores, no son uniformes debido a la distinta abundancia de los rangos de tallas que hacen escasos los individuos de mayor tamaño, y a que en general en las tallas mayores, una vez alcanzada la madurez sexual y la reproducción, los cambios de dieta son menores.

3.1.3 Metodología del análisis de la información

3.1.3.1 Estima de la capacidad estomacal máxima

Para la estima de la capacidad estomacal máxima respecto a la talla, relacionada con la ración máxima, un concepto importante cuando se estudian tanto los hábitos alimenticios como la digestión, el consumo y modelos bioenergéticos, se han propuesto distintos métodos. Éstos, según Burley & Vigg (1989), se pueden agrupar en:

- **Directos:** cuando se utilizan mediciones del volumen estomacal, normalmente rellenando el estómago con agua o aire (Kariya *et al.*, 1968; Kimball & Helm, 1971; Jobling *et al.*, 1977; o Burley & Vigg, 1989).
- **Indirectos:** cuando se tiene en cuenta el comportamiento y la fisiología del pez a partir de estudios de saciación en laboratorio o inferencias a partir de observaciones en campo (Hellawell, 1971 y 1972, Knight & Margraf, 1982, Turesson *et al.*, 2006).

En el caso de la merluza europea, dada la gran dificultad de mantenerla en cautividad, no ha sido posible la experimentación en laboratorio para estimar la ración máxima; por otra parte hay que tener en cuenta que la ración máxima depende entre otros factores de la talla del pez y de la temperatura (Andersen & Riis-Vestergaard, 2003). Por ello se optó por una aproximación indirecta a partir de observaciones de campo, lo que teniendo en cuenta que los datos utilizados están distribuidos a lo largo de todo el año y todo el rango de tallas, incluiría la variabilidad del factor temperatura en la zona.

Para estimar la ración máxima se ha optado por un método de regresión no lineal por cuantiles. Esta metodología basada en minimizar la suma de los valores absolutos (Harris, 1950) y desarrollada inicialmente para la mediana, fue extendida a cuantiles diferentes por Koenker & Bassett (1978), y es aconsejada por Scharf *et al.* (1998) para hacer inferencias sobre relaciones ecológicas a partir de los bordes de nubes de puntos. En concreto estos autores utilizan modelos lineales para definir las relaciones talla predador - talla presa y entre la abundancia de una especie y su tamaño corporal. Estos autores aconsejan la utilización de esta técnica frente a otras técnicas de regresión, como la propuesta por Blackburn *et al.* (1992) basada en dividir la muestra en rangos y escoger los máximos de cada rango para estimar por mínimos cuadrados un modelo lineal con ellos, porque permite eliminar las decisiones arbitrarias por parte del investigador, principalmente en cuanto al número de rangos.

La regresión por cuantiles se minimiza mediante la suma de los valores absolutos de los residuos en vez de por mínimos cuadrados. La suma de valores absolutos a minimizar es:

$$\sum |(\tau \times \max(\text{resid}, 0)) + ((1 - \tau) \times \min(\text{resid}, 0))| \quad \text{Fórmula 8}$$

Donde τ es el cuantil utilizado en la regresión y *resid* el valor observado menos el esperado (Koenker & Grosjean, 2004).

Una regla aconsejada a la hora de elegir el cuantil con el que determinar el límite de las distribuciones es que el número de observaciones cumpla la regla de $n > 10/q$ para cuantiles menores que la mediana o $n > 10/(1-q)$ en el caso contrario (Scharf *et al.*, 1998).

Dada la forma que presentaba la nube de puntos resultante (ver la Figura 16 en la página 66) se ajustó a los datos un modelo de regresión segmentada, aplicando una metodología similar a la utilizada por Mills *et al.* (1984) para ajustar un modelo de evacuación gástrica. El modelo compuesto utilizado en la regresión segmentada fue:

$$V_{\max} = X_i a_i e^{b_i(L+0.5)} + X_s a_s e^{b_s(L+0.5)} \quad \text{Fórmula 9}$$

donde V_{\max} es la repleción máxima, X_i e X_s son dos variables creadas para la regresión segmentada (Draper & Smith, 1981) que toman respectivamente valor 1 y 0 en el modelo aplicado a la parte inferior de la distribución y viceversa en el modelo de los individuos mayores; a_i , b_i , a_s y b_s son los parámetros a estimar (el subíndice corresponde a cada una de las dos partes del modelo) y L corresponde a la talla del predador a la que se sumó 0.5 por estar medidos los individuos al centímetro inferior. Para obtener el punto de corte más adecuado entre ambas partes se realizó el ajuste con todos los puntos de corte entre 16 y 30 cm y se escogió aquel en que la suma de valores absolutos total era mínima (Draper & Smith, 1981 para mínimos cuadrados). El modelo fue ajustado mediante el proceso de minimización de Solver de Microsoft® Excel 2000 minimizando la suma de valores absolutos expresada en la Fórmula 1 utilizando el algoritmo Newton.

En cuanto al estudio del porcentaje en peso (V%BW) máximo, se utilizó las estimas de V%BW dividiendo la repleción por el peso individual tomado de la relación talla – peso obtenida de la bibliografía (Piñeiro *et al.* 1997), tal y como se ha explicado en el apartado 2.5.5. y se relacionó con la talla de igual manera que en el caso de la repleción máxima.

3.1.3.2 Composición de la dieta por rangos de talla

La representatividad de las muestras dentro de cada rango se estudió mediante el método propuesto por Modde & Ross (1983), que consiste en representar en una gráfica como aumenta el número de taxones presa frente al número de predadores muestreados y observar si en el gráfico resultante se alcanza una asíntota o no, siendo la muestra representativa en el caso de que se alcance. En el presente estudio se tomaron los predadores al azar sin reemplazo hasta completar todos los estómagos muestreados con presas, y se utilizó tanto el número de taxones presa resultantes de los análisis como el de familias.

Una vez comprobada la representatividad de las muestras, y de cara a la utilización de análisis de técnicas de clasificación jerárquica y de análisis de escalamiento multidimensional (MDS⁹), se intentó reducir el número de ceros en las matrices resultantes. Para ello se eliminó el taxón presa *Pisces* indeterminados que, dada su generalidad a lo largo de toda la distribución de tallas, no tiene sentido para establecer diferencias entre los rangos. Asimismo se eliminaron las presas anecdóticas que sólo aparecían en uno o dos rangos de talla con escasa o muy escasa importancia (*Boops boops* (Linnaeus, 1758), *Conger conger* (Linnaeus, 1758), Macrouridae, Paralepipidae, Trigliidae, Macrura indeterminados, Gastropoda, Polichaeta, Salpidae, Antozoa y los Anomura a excepción del taxón *Munida* spp.). Además se eliminaron los grupos que no corresponden a presas (no identificado, plásticos, barro y piedras).

Por último, algunas presas no muy frecuentes se agruparon en taxones superiores, siempre que sus características tanto de tamaño como ecológicas fueran similares:

- Gobiidae, Callionymidae y larvas de pez (que corresponden en su mayoría a larvas de góbidos, posiblemente *Aphia minuta* (Risso, 1810) o *Crystallogobius linearis* (Düben, 1845)) se agruparon juntos como Goibioidei y Callionymoidei indeterminados.
- Las distintas especies de los grupos Carapidae, Pleuronectoidei, Amphipoda, y Brachyura se juntaron en dichos grupos.
- Penaeidea indeterminados se agruparon con el taxón Natantia indeterminados.
- Todos los Cephalopoda se juntaron en dicho grupo a excepción del *Alloteuthis* spp. que por su reducido tamaño es claramente distinto de calamares y potas o voladores.
- *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) se unió al grupo de Clupeidae indeterminados

⁹ A partir del inglés *Multidimensional Scaling*

- Las dos especies de *Trisopterus*, *T. luscus* (Linnaeus, 1758) y *T. minutus* (Linnaeus, 1758), se reunieron con *Trisopterus* spp. bajo dicho taxón).

Para agrupar los intervalos de tallas se utilizaron análisis de clasificación jerárquica y de escalamiento multidimensional no paramétrico (MDS-NP) mediante el índice de disimilitud de Bray-Curtis (Fórmula 10). La utilización conjunta de estos dos métodos con esta medida de la distancia fue propuesta por Field *et al.* (1982). Según dichos autores, esta combinación tiene la ventaja de permitir la validación de los resultados ofrecidos por cada uno de ellos, ya que uno de los problemas de las técnicas de clasificación jerárquica es que: "diferentes métodos de ordenación pueden generar y, de hecho, generan soluciones diferentes para una misma matriz de datos" (Aldenderfer & Blashfield, 1984).

$$\delta_{jk} = 100 \times \frac{\sum_{i=1}^S |Y_{ij} - Y_{ik}|}{\sum_{i=1}^S (Y_{ij} + Y_{ik})}$$

Fórmula 10. Índice de disimilitud de Bray-Curtis entre las muestras *j* y *k* siendo *S* el número de especies

El índice de disimilitud de Bray-Curtis, fue propuesto por dichos autores en 1957 según la Fórmula 10, (donde Y_{ij} es el valor de la especie *i* en la muestra *j*, y Y_{ik} el valor de la especie *i* en la muestra *k*, de forma que el índice puede variar entre 0 para las muestras idénticas hasta 100 para las que no tienen ninguna especie en común). Este índice de disimilitud tiene una serie de ventajas resaltadas por Field *et al.* (1982), entre ellas destaca el que no tiene en cuenta las dobles ausencias y, al mismo tiempo da más importancia a las especies abundantes que a las raras. Por otra parte, el uso conjunto del análisis de MDS-NP, permite buscar explicaciones a la agrupación de los datos de forma similar a como se hace en el análisis de componentes principales, es decir, intentando relacionar las dimensiones resultantes del análisis con los factores ecológicos o de la dieta que se piensa que pueden provocar la correspondiente ordenación. Esta relación, según Kruskal & Wish (1978), se puede comprobar utilizando técnicas de correlación entre las dimensiones resultantes y los valores medios correspondientes de las características ecológicas en cada rango, con la ventaja adicional de no exigir que los datos cumplan los requisitos de normalidad de los tests paramétricos. Este método ha sido utilizado por varios autores en el campo de la alimentación (Stergiou & Fourtouni, 1991; Silva, 1995; Velasco & Olaso, 1998b).

Para contemplar en la ordenación no sólo la composición de la dieta sino también la cantidad de alimento ingerida, los datos de número y volumen se estandarizaron mediante el factor de

corrección de regurgitados citado en el Capítulo 2, evitando con ello los sesgos debidos al diferente tamaño de muestra y a la diferente ocurrencia de regurgitados en los distintos rangos de talla. Posteriormente estos datos estandarizados se transformaron con la raíz cuarta, $X^{1/4}$, según aconsejan Field *et al.* (1982) para los datos de densidad y biomasa (comparables con el número y el volumen en este caso). Según estos autores, esta transformación al igual que la logarítmica, $\text{Log}(x+1)$, reduce la escala de los datos de las especies más abundantes para que no minimicen la importancia de los datos de las otras especies; y al mismo tiempo, cuando se utiliza con el índice de similitud de Bray-Curtis, éste es invariable a los cambios de escala.

$$\begin{aligned} \text{a) } N_{il} &= \left(\frac{F + R}{F \times (F + R + E)} \times \sum_{j=1}^K N_{ij} \right)^{1/4} \\ \text{b) } V_{il} &= \left(\frac{F + R}{F \times (F + R + E)} \times \sum_{j=1}^K V_{ij} \right)^{1/4} \end{aligned}$$

Fórmula 11. Algoritmo de estandarización y transformación de los datos en a) número y b) volumen.

Por lo tanto los algoritmos aplicados son los que se muestran en la Fórmula 11, donde N_{il} y V_{il} son los datos estandarizados y transformados del número y el volumen de la presa i en el rango de tallas L ; F , R y E son respectivamente el número de estómagos con alimento, regurgitados y vacíos encontrados dentro del rango de tallas L ; y N_{ij} y V_{ij} son el número y el volumen de la presa i en el estómago j ; y K el número total de estómagos analizados en el rango de tallas L .

En los análisis de clasificación jerárquica el algoritmo de agrupación utilizado fue la media aritmética sin ponderar entre pares de grupos, UPGMA¹⁰ (Sneath & Sokal, 1973), en el cual la distancia entre dos aglomerados se calcula a partir de la distancia media entre todos los pares de objetos en los dos aglomerados que se han de agrupar. Los cálculos de las matrices se realizaron en similitud de Bray-Curtis mediante el programa PRIMER®, posteriormente estas matrices se transformaron a disimilitudes y los gráficos se hicieron en Statistica® 4.3 para Windows. Los análisis de MDS-NP se realizaron directamente con el programa Statistica® 4.3 para Windows, a partir de las matrices de disimilitudes anteriores.

El número de dimensiones para el análisis de MDS-NP se determinó examinando los gráficos del estrés frente al número de dimensiones (Kruskal & Wish, 1981); para ello se realizó un primer

¹⁰ A partir del inglés *Unweighted Pair-Group Method using arithmetic Averages*.

análisis con cada variable con 4 dimensiones partiendo de una configuración inicial de Guttman-Lingoes según el procedimiento descrito en el manual de Statistica® 4.3 para Windows. A continuación, la configuración resultante de este análisis fue utilizada como inicial del siguiente análisis de MDS-NP con 3, procedimiento que se repitió hasta llegar al análisis con una única dimensión. La evolución del estrés con el descenso en el número de dimensiones, según lo explicado anteriormente permitió elegir un número adecuado de dimensiones. Asimismo se observaron los diagramas de Shepard entre las distancias resultantes del análisis de MDS-NP y las disimilitudes originales para comprobar que la configuración final se correspondiera con la original y estudiar la posible presencia de valores extremos anómalos.

Para buscar posibles explicaciones a la clasificación obtenida de los análisis de MDS-NP y siguiendo la metodología propuesta por Kruskal & Wish (1981) las dimensiones de las configuraciones finales con ambos índices, número y volumen, se correlacionaron con los valores medios de una serie de características de la dieta en cada rango de tallas mediante el coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman utilizando el programa Statistica® para Windows 4.3.

Por otra parte, para estudiar la contribución de los distintos taxones presa a las agrupaciones resultantes de los mencionados análisis se utilizó un análisis de porcentaje de similitud (análisis SIMPER) utilizando para ello el programa PRIMER® versión 5.2.2, (Clarke & Warwick 1994; Field *et al.* 1982). Este análisis determina las especies responsables de las similitudes dentro de grupos y de las disimilitudes entre grupos. La disimilitud total se obtiene a partir de la Fórmula 10, mientras que la contribución a la disimilitud entre las muestras j y k de la especie i -ésima se calcula como:

$$\delta_{jk}(i) = 100 \sum_{i=1}^p |y_{ij} - y_{ik}| / \sum_{i=1}^p (y_{ij} + y_{ik})$$

Fórmula 12

con la misma terminología que la fórmula del índice de similitud de Bray-Curtis.

De la media de las disimilitudes entre cada par de muestras j y k (δ_{jk}) obtenemos una disimilitud media (δ). La media de los términos $\delta_{jk}(i)$, representa la contribución media de la especie i ($\bar{\delta}_i$) a la disimilitud global (δ). La consistencia de la contribución de cada especie a las disimilitudes se estima a partir del ratio entre $\bar{\delta}_i$ y la $SD(\bar{\delta}_i)$, de forma que la capacidad discriminante de la especie será mayor cuanto mayor sea este ratio, puesto que será mayor cuanto mayor sea la disimilitud y menor la desviación típica de esta disimilitud media.

De forma análoga pueden calcularse las contribuciones de cada especie (S) a la similitud media de cada grupo (\bar{S}). La media de los i -ésimos términos ($S_{jk}(i)$) entre cada par de muestras (j, k) de un mismo grupo es la contribución media de las i -ésima especie:

$$S_{jk} = \sum_{i=1}^P S_{jk}(i) \text{ donde } S_{jk}(i) = 200 \min(y_{ij}, y_{ik}) / \sum_{i=1}^P (y_{ij} + y_{ik})$$

Fórmula 13. Índice de similitud de Bray-Curtis entre las muestras j y k siendo S el número de especies

Igualmente la contribución de cada especie a la similitud se evalúa con el ratio $\bar{S}_i / SD(S_i)$. A partir de este sistema obtenemos las especies que tipifican cada grupo, y las especies responsables de la disimilitud entre pares de grupos.

3.1.3.3 Diferencias por sexos y estados de madurez

Para estudiar posibles diferencias por sexos en la alimentación, variación que se ha descrito previamente en otras especies de merluza (Bowman, 1984; Roel & Macpherson, 1985; Stobberup, 1992), se evaluaron las diferencias en tres aspectos:

- Porcentajes de vacuidad.
- Repleción y el V%BW medios.
- Composición de la dieta.

Hay que tener en cuenta que no en todos los rangos de talla están representados los dos sexos, ya que los menores de 20 cm se consideran indeterminados, por lo tanto los rangos de talla T9 a T15 están excluidos y el rango T18 contiene solamente los individuos que se pudieron sexar.

Para estudiar las diferencias por sexos en cuanto a volumen estomacal y V%BW medios se ha utilizado la repleción media calculada igual que en el apartado 2.5.4 y se ha observado el solapamiento de los intervalos de confianza obtenidos mediante bootstrap con 1 000 remuestreos.

Un aspecto destacable en el que se han descrito diferencias de intensidad de alimentación en la merluza europea, y en otras especies del género, es la época de puesta y el estado de madurez (Hickling, 1927; Bowman, 1984). Por ello también se estudió el volumen estomacal y el V%BW medios por sexos y estados de madurez, utilizando éstos para determinar el efecto de la época de puesta, para ello se compararon estos índices por sexos y estados de madurez incluyendo: en los machos los estados de reposo, prepuesta y puesta, pero excluyendo el estado de postpuesta por su

escasa abundancia en las muestras. En las hembras los estados de reposo y prepuesta, pero excluyendo los de puesta y postpuesta por las mismas razones.

Dado que las tallas de primera maduración son distintas por sexo (L_{50} hembras: 45.4 cm, L_{50} machos: 32.8, Piñeiro & Saínza, 2003), para las hembras se estudiaron los rangos de tallas a partir de 45 cm (40 cm para el porcentaje de vacuidad), y para los machos a partir de 35 cm. En lo que se refiere al estudio de las variaciones en la alimentación con el estado de madurez es necesario remarcar que la metodología de análisis a bordo utilizada sólo permite la determinación de *visu* de los estados de madurez, un método más burdo y menos fiable que las determinaciones de la madurez con cortes histológicos.

Para estudiar las diferencias por sexos en la composición de la dieta se empleó el índice de solapamiento de dieta de Horn entre ambos sexos (ver apartado 2.5.2).

3.1.3.4 Relaciones talla predador - talla presa

Para definir las relaciones entre la talla del predador y la presa se ha utilizado la regresión no lineal por mínimos cuadrados con distintos modelos en función de la forma de las nubes de puntos, escogiendo el que ofreciera un mejor ajuste, es decir una menor suma de cuadrados de los residuos. Los cálculos se realizaron en R (R Development Core Team, 2005).

Para definir las tallas máximas y mínimas de las presas respecto a la talla del predador se ha utilizado la regresión no lineal por cuantiles explicada previamente en el apartado 3.1.3.1. Como se ha explicado este tipo de regresión es aconsejado por Scharf *et al.* (1998) para hacer inferencias sobre relaciones ecológicas a partir de los bordes de nubes de puntos, en concreto para relaciones entre la talla del predador y sus presas. Los cálculos se realizaron en R mediante el paquete *n/lq* (Koenker & Grosjean, 2004).

3.2 Resultados

3.2.1 Composición de la dieta. Descripción de las presas

En la Tabla 6 se presenta la clasificación sistemática de los taxones en que se han ordenado las presas encontradas en los contenidos estomacales analizados. Como se puede observar, el espectro trófico de la merluza es muy amplio, de tal forma que para la clasificación de las presas que componen su dieta se ha utilizado un total de 93 taxones presa, dentro de los cuales están representados cinco filos; y se han identificado 23 órdenes, 44 familias y 51 especies y géneros. Hay que señalar que estos taxones presa, como suele ocurrir en los estudios de alimentación, no son

siempre excluyentes entre sí, ya que un mismo tipo de presa puede asignarse unas veces a un taxón inferior y otras, debido a que su estado de digestión no ha permitido llegar a dicho nivel, puede quedar incluida en un taxón de rango superior. En general todos los taxones presa que se han definido como indeterminados incluyen especies o taxones presa de nivel inferior cuando estos existen.

Tabla 6. Clasificación taxonómica de los distintos taxones presa hallados en los estómagos de merluza analizados. En la columna derecha se incluyen los taxones presa utilizados en la clasificación de las presas. En la columna derecha se incluyen el nombre común más habitual de cada taxón presa en el Norte España (Crespo y Ponce, 2003)

Filo: CNIDARIA	
Clase: ANTHOZOA	
Anthozoa indeterminados	Antozoos
Filo: ANNELIDA	
Clase: POLYCHAETA	
Polychaeta indeterminados	Poliquetos
Filo: MOLLUSCA	
Clase GASTROPODA	
Gastropoda indeterminados	Caracoles
Subclase: PROSOBRANCHIA	
Orden: MESOGASTROPODA	
Familia: TURRITELLIDAE	
Turritellidae indeterminados	Turritelas
Subclase: OPISTHOBANCHIA	
Orden: CEPHALASPIDEA	
Familia: SCAPHANDRIDAE	
Scaphander lignarius (Linnaeus, 1758)	
Clase CEPHALOPODA Schneider, 1784	
Cephalopoda indeterminados	Cefalópodos
Superorden: DECABRACHIA ¹¹ (non sensu Fioroni, 1981)	
Decabrachia indeterminados	
Orden: SEPIOIDEA Naef, 1916	
Familia: SEPIIDAE Keferstein, 1866	
Sepiidae indeterminados	
Sepia officinalis Linnaeus, 1758	Sepia
Familia: SEPIOLIDAE Leach, 1817	
Sepiolidae indeterminados	
Rossia macrosoma (Delle Chiaje, 1830)	Rosia
Género: Sepioida Leach, 1817	
Sepioida spp.	Globitos
Orden: TEUTHOIDEA Naef, 1916	
Familia: LOLIGINIDAE Orbigny, 1848	
Loligo spp.	Calamar
Género: <i>Alloteuthis</i> Wülker, 1920	
Alloteuthis spp.	Puntilla
Familia: OMASTREPHIDAE Steenstrup, 1857	
Omastrephidae indeterminados	Potas
Superorden: OCTOBRACHIA Fioroni, 1981	
Orden: OCTOPODA Leach, 1818	
Octopoda indeterminados	Pulpos
Filo: ARTHROPODA	
Subfilo: CRUSTACEA Pennant, 1777	
Crustacea indeterminados	Crustáceos
Clase: MALACOSTRACA Latreille, 1806	
Superorden: PERACARIDA Calman, 1904	
Orden: MYSIDACEA Boas, 1883	
Mysidacea indeterminados	Misidáceos

¹¹ Superorden creado para agrupar todos los antiguos Decápoda, está en revisión al no agrupar a los Vampiromorpha.

Tabla 6 (Cont.). Clasificación taxonómica de los distintos taxones presa hallados en los estómagos de merluza analizados. En negrilla aparecen los taxones presa utilizados en la clasificación de las presas.

Familia: LOPHOGASTRIDAE Sars, 1870	
<i>Lophogaster typicus</i> Sars, 1857	
Familia: GNATHOPHAUSIIDAE Udrescu, 1984	
<i>Gnathophausia zoea</i> Willemoes-Suhm, 1875	
Orden: AMPHIPODA Latreille, 1816	
<i>Amphipoda indeterminados</i>	Anfípodos
Familia: HYPERIIDAE Dana, 1853	
<i>Hyperiidae indeterminados</i>	Hipéridos
Orden: ISOPODA Latreille, 1817	
<i>Isopoda indeterminados</i>	Isópodos
Superorden: EUCARIDA Calman, 1904	
Orden: EUPHAUSIACEA Dana, 1852	
<i>Euphausiacea indeterminados</i>	Eufausiáceos
Orden: DECAPODA Latreille, 1803	
<i>Decapoda indeterminados</i>	Decápodos
[Supersección: NATANTIA: Sbo. DENDROBRANCHIATA + Info. CARIDEA]	
<i>Natantia indeterminados</i>	Gambas, langostinos, etc.
Suborden: DENDROBRANCHIATA Bate, 1888	
Familia: PENAEIDAE Rafinesque, 1815	
<i>Penaeidae indeterminados</i>	
Familia: SOLENOCERIDAE Wood-Mason & Alcock, 1891	
<i>Solenocera membranacea</i> (Risso, 1816)	
Infraorden: CARIDEA Dana, 1852	
Familia: PASIPHAEIDAE Dana, 1852	
<i>Pasiphaea multidentata</i> Lesmark, 1866	Camarón cristal
<i>Pasiphaea sivado</i> (Risso, 1816)	Camarón blanco
Familia: ALPHEIDAE Rafinesque, 1815	
<i>Alpheus glaber</i> (Olivi, 1792)	Camarón de pinzas
Familia: PROCESSIDAE Ortmann, 1896	
Género: Processa	
<i>Processa spp.</i>	
Familia: PANDALIDAE Haworth, 1825	
<i>Plesionika heterocarpus</i> (Costa, 1871)	Camarón flecha
<i>Dichelopandalus bonnieri</i> (Caullery, 1896)	
<i>Chlorotocus crassicornis</i> (Costa, 1871)	Camarón real
Familia: CRANGONIDAE Haworth, 1825	
<i>Crangonidae indeterminados</i>	Crangónidos
[Sección: MACRURA: Info. PALINURA + Info. ASTACIDEA]	
<i>Macrura indeterminados</i>	Macruros
Infraorden: ASTACIDEA Latreille, 1803	
Infraorden: PALINURA Latreille, 1803	
Familia: SCYLLARIDAE Latreille, 1825	
Género: Scyllarus	
<i>Scyllarus sp.</i>	Santiagoño
Infraorden: ANOMURA H. Milne Edwards, 1832	
<i>Anomura indeterminados</i>	Anomuros
Familia: PAGURIDAE Latreille, 1803	
<i>Pagurus prideaux</i> Leach, 1815	Cangrejo ermitaño
Familia: GALATHEIDAE Samouelle, 1819	
Género: Galathea	
<i>Galathea spp.</i>	Sastres
Género: Munida	
<i>Munida spp.</i>	Arañas de mar
Infraorden: BRACHYURA Latreille, 1803	
<i>Brachyura indeterminados</i>	Cangrejos
Familia: MAJIDAE Samouelle, 1819	
Subfamilia: INACHINAE	
<i>Inachinae indeterminados</i>	
Familia: PORTUNIDAE Rafinesque, 1815	
<i>Polybius henslowii</i> Leach, 1820	Patelo
<i>Bathynectes maravigna</i> (Prestranckea, 1839)	
Género: Liocarcinus	
<i>Liocarcinus spp.</i>	
<i>Liocarcinus depurator</i> (Linnaeus, 1758)	Falsa nécora
Familia: GONEPLACIDAE MacLeay, 1838	
<i>Goneplax rhomboides</i> (Linnaeus, 1758)	Violinista

Tabla 6 (Cont.). Clasificación taxonómica de los distintos taxones presa hallados en los estómagos de merluza analizados. En negrilla aparecen los taxones presa utilizados en la clasificación de las presas.

Filo: CHORDATA	
Subfilo: UROCHORDATA	
Clase: THALIACEA	
Orden: SALPIDA	
Familia: SALPIDAE	
Salpidae indeterminados	Salpas
Subfilo: VERTEBRATA	
Clase: OSTEICHTHYES	
Larva de Osteichthyes	Larva de pez
Osteichthyes o Pisces indeterminados	Peces
Orden: ISOSPONDYLI	
Familia: Alepocephalidae	
Alepocephalidae indeterminados	Talismanes
Familia: Clupeidae	
Clupeidae indeterminados	Clupeidos
<i>Sardina pilchardus</i> (Walbaum, 1792)	Sardina
<i>Sprattus sprattus</i> (Linnaeus, 1758)	Espadín
Familia: Engraulidae	
<i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)	Anchoa
Suborden: Stomiatoidei	
Stomiatoidei indeterminados	
Familia: Sternoptychidae Baird, 1971	
Género: <i>Argyropelecus</i> Gilbert & Kramer, 1897	
<i>Argyropelecus</i> spp.	Pez hacha
<i>Maurolicus muelleri</i> (Gmelin, 1789)	Anchoa de fondo
Suborden: Salmonoidei	
Familia: Argentinidae	
<i>Argentina sphyraena</i> Linnaeus, 1758	Argentina
Orden: MYCTOPHOIDEI	
Myctophoidei indeterminados	
Familia: Paralepididae	
Paralepididae indeterminados	
Orden: APODES	
Familia: Congridae	
<i>Conger conger</i> (Linnaeus, 1758)	Congrio
Orden: ANACANTHINI	
Familia: Macrouridae	
Macrouridae indeterminados	Granaderos
Familia: Merlucciidae	
<i>Merluccius merluccius</i> (Linnaeus, 1758)	Merluza
Familia: Gadidae	
Gadidae indeterminados	
<i>Gadiculus argenteus</i> Guichenot, 1850	Marujito
<i>Micromesistius poutassou</i> (Risso, 1826)	Bacaladilla
<i>Trisopterus</i> spp.	Fanecas
<i>Trisopterus luscus</i> (Linnaeus, 1758)	Faneca
<i>Trisopterus minutus</i> (Linnaeus, 1758)	Faneca menor
Familia: Phycidae	
<i>Phycis blennoides</i> (Brünich, 1768)	Locha
Familia: Lotidae	
<i>Gaidropsarus macrophthalmus</i> (Günther, 1867)	Madreanguila
Orden: ZEOMORPHI	
Familia: Caproidae	
<i>Capros aper</i> (Linnaeus, 1758)	Ochavo
Orden: PERCOIDEI	
Familia: Cepolidae	
<i>Cepola macrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	Pez cinta
Familia: Carangidae	
<i>Trachurus trachurus</i> (Linnaeus, 1758)	Jurel
Familia: Sparidae	
<i>Boops boops</i> (Linnaeus, 1758)	Boga
Familia: Ammodytidae	
<i>Ammodytes tobianus</i> Linnaeus, 1758	Lanzón
Orden: SCOMBROIDEI	
Familia: Scombridae	
<i>Scomber scombrus</i> Linnaeus, 1758	Caballa

Tabla 6 (Cont.). Clasificación taxonómica de los distintos taxones presa hallados en los estómagos de merluza analizados. En negrilla aparecen los taxones presa utilizados en la clasificación de las presas.

[O. GOBIOIDEI + O. CALLIONYMOIDEI]	
Gobioidei y Callionymoides indeterminados	
Orden: GOBIOIDEI	
Familia: Gobiidae	
Gobiidae indeterminados	
<i>Deltentosteus quadrimaculatus</i> (Valenciennes, 1837)	Gobio de cuatro manchas
<i>Lesueurigobius friesii</i> (Malm, 1874)	Gobio de Lesueur
Género: Pomatichistius	
<i>Pomatichistius</i> spp.	Gobios
Orden: CALLIONYMOIDEI	
Familia: Callionymidae	
Género: Callionymus	
<i>Callionymus</i> spp.	Dragoncillos
<i>Callionymus maculatus</i> Rafinesque-Schmaltz, 1810	Dragoncillo moteado
Orden: OPHIDIOIDEI	
Familia: Carapidae	
Carapidae indeterminados	
<i>Echiodon dentatus</i> (Cuvier, 1829)	Rubioca
Orden: SCORPAENOIDEI	
Familia: Triglidae	
Triglidae indeterminados	
<i>Trigla</i> spp.	Triglas o cucos
Orden: PLEURONECTOIDEI	
Pleuronectoidei indeterminados	
Familia: Scophthalmidae	
<i>Lepidorhombus boscii</i> (Risso, 1810)	Gallo
Familia: Bothidae	
Género: Arnoglossus	
<i>Arnoglossus</i> spp.	Peludas

Además de las presas presentadas en la Tabla 6, se hallaron ocasionalmente en los estómagos una serie de objetos de distinto origen no biológico como fango, piedras o plásticos. Por otra parte, para los casos en que alguna presa no se pudo asignar a ninguna categoría taxonómica por su avanzado estado de digestión, se creó una categoría general de presas no identificadas.

Dentro de la ya señalada amplitud del espectro trófico de la merluza, muchos de los taxones presa son prácticamente anecdóticos, entre ellos se encuentran cnidarios, poliquetos, tunicados; moluscos gasterópodos y octópodos; crustáceos isópodos, macruros, braquiuros y anomuros; y varios grupos de peces como los triglidos, los Paralepipidae o los pleuronéctidos. Así en la Tabla 7, calculada a partir del total de los estómagos llenos muestreados, se observa que sólo 18 de los 93 taxones presa, menos del 20%, superan el 1% en al menos uno de los índices calculados.

Tabla 7. Índices de composición de la dieta de la merluza para el total de los estómagos llenos muestreados.

	F	N	V	IRI	MFI
CNIDARIA: Anthozoa	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
ANNELIDA: Polychaeta	0.05	0.03	0.00	0.00	0.000
MOLUSCOS	1.40	0.92	0.44	1.90	0.714
CEPHALOPODA	1.32	0.87	0.43	1.72	0.686
Decapachia	0.94	0.61	0.41	0.96	0.564
<i>Alloteuthis</i> spp.	0.53	0.35	0.05	0.21	0.148
<i>Loligo</i> spp.	0.05	0.03	0.22	0.01	0.094
Omastrephidae indeterminados	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
<i>Rossia macrosoma</i>	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
<i>Sepia officinalis</i>	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
Sepiidae indeterminados	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
<i>Sepioida</i> spp.	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000

Tabla 7 (Cont.). Índices de composición de la dieta de la merluza para el total de los estómagos llenos muestreados.

	F	N	V	IRI	MFI
Sepiolidae indeterminados	0.11	0.07	0.00	0.01	0.000
Decabrachia indeterminados	0.16	0.10	0.13	0.04	0.130
Octobranchia: Octopoda indeterminados	0.05	0.03	0.00	0.00	0.000
Cephalopoda indeterminados	0.34	0.23	0.02	0.09	0.075
GASTROPODA	0.07	0.05	0.01	0.00	0.024
<i>Scaphander lignarius</i>	0.02	0.01	0.01	0.00	0.012
Turritellidae	0.04	0.02	0.00	0.00	0.000
Gastropoda indeterminados	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
CRUSTACEOS	23.29	42.14	1.15	1008.22	6.134
AMPHIPODA	0.97	1.61	0.01	1.57	0.114
Hyperiidae	0.21	0.43	0.00	0.09	0.000
Amphipoda indeterminados	0.76	1.19	0.01	0.91	0.099
DECAPODA	11.00	9.30	0.89	112.09	3.006
Anomura	0.25	0.16	0.04	0.05	0.091
<i>Galathea</i> spp.	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
<i>Munida</i> spp.	0.14	0.09	0.03	0.02	0.059
<i>Pagurus prideaux</i>	0.07	0.05	0.01	0.00	0.024
Anomura indeterminados	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
Brachyura	0.19	0.13	0.03	0.03	0.069
<i>Bathynectes maravigna</i>	0.02	0.01	0.01	0.00	0.012
<i>Goneplax rhomboides</i>	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
Inachidae indeterminados	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
<i>Liocarcinus depurator</i>	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
<i>Liocarcinus</i> spp.	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
<i>Polydora henslowi</i>	0.02	0.01	0.02	0.00	0.017
Brachyura indeterminados	0.09	0.06	0.00	0.01	0.000
Macrura	0.95	0.76	0.02	0.74	0.131
<i>Scyllarus arctus</i>	0.94	0.75	0.02	0.72	0.130
Macrura indeterminados	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
Natantia	9.39	8.01	0.79	82.63	2.622
<i>Alpheus glaber</i>	1.18	0.84	0.08	1.09	0.284
<i>Chlorotocus crassicornis</i>	0.78	0.54	0.08	0.48	0.230
Crangonidae indeterminados	0.26	0.23	0.01	0.06	0.049
<i>Dichelopandalus bonnieri</i>	0.05	0.03	0.03	0.00	0.035
<i>Pasiphaea multidentata</i>	0.16	0.10	0.07	0.03	0.095
<i>Pasiphaea sivaodo</i>	0.49	0.35	0.06	0.20	0.159
Penaeidea indeterminados	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
<i>Plesionika heterocarpus</i>	0.09	0.06	0.01	0.01	0.027
<i>Processa</i> spp.	2.37	2.33	0.14	5.85	0.574
<i>Solenocera membranacea</i>	1.15	0.79	0.14	1.07	0.369
Natantia indeterminados	3.62	2.73	0.18	10.53	0.756
Decapoda indeterminados	0.34	0.24	0.01	0.09	0.054
EUPHAUSIACEA	6.71	24.99	0.12	168.49	1.379
ISOPODA	0.04	0.05	0.00	0.00	0.000
MYSIDACEA	4.66	5.02	0.11	23.91	0.730
<i>Gnathophausia zoea</i>	0.19	0.22	0.02	0.05	0.064
<i>Lophogaster typicus</i>	4.22	4.25	0.09	18.31	0.617
Mysidacea indeterminados	0.26	0.55	0.00	0.14	0.000
CRUSTACEA INDETERMINADOS	1.40	1.16	0.02	1.65	0.160
TUNICATA: Salpidae	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
PECES	79.25	56.73	98.37	12291.68	81.781
ANACANTHINI	49.25	34.19	75.28	5391.40	56.042
Gadidae	47.26	32.77	73.66	5029.88	54.291
<i>Gadiculus argenteus</i>	7.96	5.45	1.35	54.13	3.009
<i>Micromesistius poutassou</i>	39.08	26.82	71.55	3844.30	48.555
<i>Phycis blennoides</i>	0.12	0.08	0.16	0.03	0.126
<i>Trisopterus luscus</i>	0.04	0.02	0.04	0.00	0.035
<i>Trisopterus minutus</i>	0.32	0.21	0.26	0.15	0.262
<i>Trisopterus</i> spp.	0.16	0.10	0.18	0.04	0.153
Gadidae indeterminados	0.14	0.09	0.12	0.03	0.117
Lotidae: <i>Gaidropsarus macrophthalmus</i>	0.67	0.44	0.19	0.42	0.325
Macrouridae indeterminados	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
Merlucciidae: <i>Merluccius merluccius</i>	1.40	0.97	1.43	3.36	1.302

Tabla 7 (Cont.). Índices de composición de la dieta de la merluza para el total de los estómagos llenos muestreados.

	F	N	V	IRI	MFI
APODES: Congridae:	0.02	0.01	0.01	0.00	0.012
<i>Conger conger</i>	0.02	0.01	0.01	0.00	0.012
CALLIONYMOIDEI: Callionymidae	0.32	0.22	0.02	0.08	0.073
<i>Callionymus maculatus</i>	0.23	0.16	0.02	0.04	0.062
<i>Callionymus</i> spp.	0.09	0.06	0.00	0.01	0.000
GOBIOIDEI: Gobiidae	1.20	0.86	0.07	1.12	0.269
<i>Deltentosteus quadrimaculatus</i>	0.07	0.06	0.01	0.00	0.025
<i>Lesueurigobius friesii</i>	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
<i>Pomatoschistus</i> spp.	0.04	0.02	0.00	0.00	0.000
Gobiidae indeterminados	1.08	0.77	0.06	0.90	0.236
ISOSPONDYLI	4.63	3.70	4.46	37.78	4.310
Alepocephalidae indeterminados	0.16	0.10	0.23	0.05	0.173
Argentinidae: <i>Argentina sphyraena</i>	0.51	0.36	0.19	0.28	0.287
Clupeidae	1.57	1.16	3.11	6.70	2.060
<i>Sardina pilchardus</i>	1.24	0.87	2.37	4.02	1.581
<i>Sprattus sprattus</i>	0.02	0.01	0.08	0.00	0.035
Clupeidae indeterminados	0.32	0.28	0.66	0.30	0.445
Engraulidae: <i>Engraulis encrasicolus</i>	1.94	1.74	0.80	4.93	1.213
Sternoptychidae	0.34	0.23	0.02	0.09	0.075
<i>Argyropelecus</i> spp.	0.04	0.02	0.01	0.00	0.017
<i>Maurolicus muelleri</i>	0.30	0.21	0.01	0.07	0.050
Stomiatoidei indeterminados	0.16	0.10	0.10	0.03	0.114
MYCTOPHOIDEI	0.58	0.40	0.27	0.39	0.364
Paralepidae indeterminados	0.02	0.01	0.01	0.00	0.012
Myctophidae indeterminados	0.57	0.39	0.26	0.37	0.353
OPHIDIOIDEI: Carapidae	0.21	0.14	0.04	0.04	0.084
Carapidae indeterminados	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000
<i>Echiodon dentatus</i>	0.19	0.13	0.03	0.03	0.069
PERCOIDEI	5.86	4.43	7.70	71.08	6.294
Ammodytidae: <i>Ammodytes tobianus</i>	0.04	0.02	0.01	0.00	0.017
Carangidae: <i>Trachurus trachurus</i>	5.03	3.83	5.94	49.14	5.130
Cepolidae: <i>Cepola macrophthalma</i>	0.78	0.53	1.34	1.46	0.937
Sparidae: <i>Boops boops</i>	0.07	0.05	0.41	0.03	0.157
PLEURONECTOIDEI	0.46	0.30	0.26	0.26	0.314
Bothidae: <i>Arnoglossus</i> spp.	0.28	0.18	0.09	0.08	0.144
Scophthalmidae: <i>Lepidorhombus boscii</i>	0.02	0.01	0.02	0.00	0.017
Pleuronectoidei indeterminados	0.16	0.10	0.16	0.04	0.144
SCOMBROIDEI: Scombridae	1.18	1.12	4.39	6.50	2.247
<i>Scomber scombrus</i>	1.18	1.12	4.39	6.50	2.247
SCORPAENOIDEI: Triglidae indeterminados	0.02	0.01	0.01	0.00	0.012
ZEOMORPHI: Caproidae	0.12	0.08	0.01	0.01	0.032
<i>Capros aper</i>	0.12	0.08	0.01	0.01	0.032
PISCES INDETERMINADOS	17.08	11.27	5.85	292.41	9.106
Larva de pez	0.04	0.02	0.00	0.00	0.000
Gobioidei+Callionymoides ind.	0.14	0.13	0.01	0.02	0.037
Pisces indeterminados	16.92	11.12	5.84	286.96	9.049
BARRO O FANGO	0.04	0.02	0.01	0.00	0.017
CONTAMINANTES: Plásticos	0.07	0.05	0.03	0.01	0.042
NO IDENTIFICADO	0.11	0.07	0.01	0.01	0.030
PIEDRAS	0.02	0.01	0.00	0.00	0.000

Como se puede observar en la Tabla 7, el grueso de la dieta está compuesto por peces y crustáceos, destacando entre los primeros la bacaladilla y en menor medida el jurel, el marujito y los Isospondyli; mientras entre los segundos destacan los natantia dentro de los crustáceos decápodos, y otros crustáceos de pequeño tamaño como los misidáceos y los eufausiáceos, que como se verá más adelante son consumidos principalmente por los individuos juveniles.

En la Tabla 8 se presenta la clasificación de las presas de la merluza según el método propuesto por Rosecchi y Nouaze (1985), en ella observamos como, cualquiera que sea el índice seleccionado, la dieta de la merluza en general es muy ictiófaga y está claramente dominada por el *M. poutassou*, no existiendo ninguna diferencia en cuanto a las presas preferentes, aunque hay una serie de variaciones según la talla y la profundidad como se verá más adelante.

Tabla 8. Clasificación de las presas de la merluza según el método propuesto por Rosecchi y Nouaze, (1985).

Tipo presa	Índice	Taxón			
		Grupos	Órdenes	Familias	Especies
Preferentes (hasta 50%)	IRI	Peces	Anacanthini	Gadidae	<i>M. poutassou</i>
	MFI	Peces	Anacanthini	Gadidae	<i>M. poutassou</i>
Secundarias (hasta 75%)	IRI	--	--	--	--
	MFI	--	Otros peces	Otros peces, Carangidae, Natantia, Scombridae, Clupeidae	Pisces indet., <i>T. trachurus</i>
Accesorias (hasta 100%)	IRI	Resto	Resto	Resto	Resto
	MFI	Resto	Resto	Resto	Resto

3.2.2 Evolución de la alimentación con la talla

3.2.2.1 Variación del porcentaje de regurgitados

Dado que a partir del año 1993 se empezó a utilizar la observación de la vesícula biliar de la merluza para determinar la posible regurgitación del alimento, es interesante estudiar las posibles diferencias entre los resultados de vacuidad en las campañas antes y después de la utilización del citado método. En esta comparación se utilizaron sólo los datos procedentes de campañas (realizadas todas ellas en las mismas fechas) puesto que como se verá en el apartado correspondiente a la variación estacional, la vacuidad varía estacionalmente y, por lo tanto, no es apropiado mezclar los datos de antes de 1993 correspondientes sólo al cuarto trimestre con los datos de otras épocas del año obtenidos a partir de este año.

Como observamos en la Figura 10 y en la Tabla 9, en general los porcentajes de vacuidad obtenidos antes de empezar a utilizar la observación de la vesícula biliar como indicador de la regurgitación son mayores que los obtenidos después de empezar a utilizar esta técnica. Las únicas excepciones son para los rangos T15 y T50, y en ninguno de los dos las diferencias son estadísticamente significativas (Tabla 9). Sin embargo sí hay diferencias estadísticamente significativas para los rangos T9, T12, T21, T35 y T40, así como para el total de la distribución de tallas, y en todos los casos se estaba sobrestimando el porcentaje real de vacuidad debido a la interpretación de estómagos regurgitados como vacíos, si excluimos la hipótesis de que el porcentaje de vacuidad haya variado en las dos épocas consideradas, hipótesis no apoyada por ninguna observación o razonamiento *a priori*.

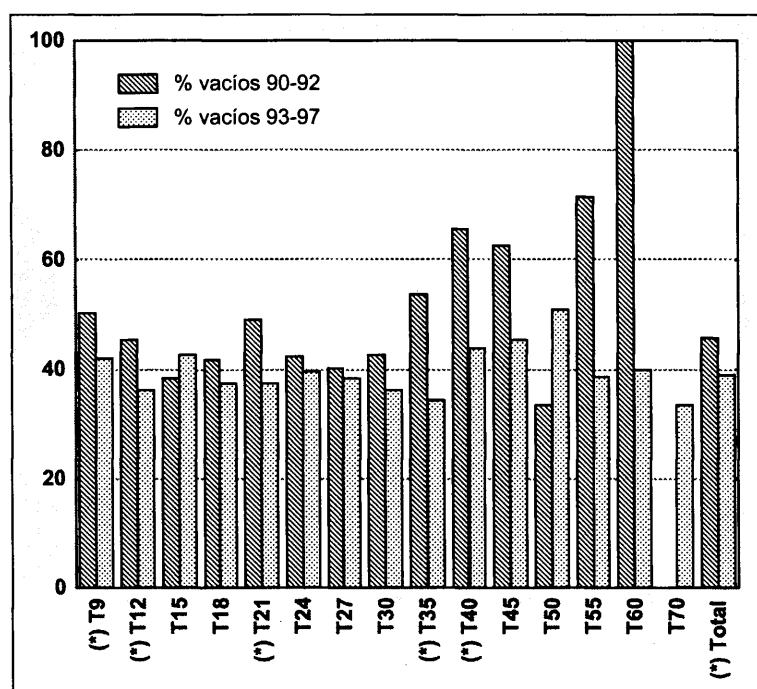


Figura 10. Porcentajes de vacuidad antes (años 1990 a 1992) y después (años 1993 a 1997) de utilizar la vesícula biliar para determinar la regurgitación. Comparación por rangos de talla y para el total de la distribución.

En cuanto al porcentaje de regurgitados, en el estudio de su evolución con la talla sólo se utilizaron los datos de los embarques en barcos comerciales, puesto que por la metodología utilizada en las campañas (ver apartado 2.3) no se conservó el dato del porcentaje real de regurgitados.

Tabla 9. Porcentajes de vacuidad antes y después de aplicar la observación de la vesícula biliar para determinar la regurgitación. (n: número total de estómagos analizados. (*): probabilidad chi cuadrado menor de 0.05)

Rango Talla	Sin observación vesícula		Con observación vesícula		$p(\chi^2)$	$p(\chi^2)$ Yates
	n	% Vacíos	n	% Vacíos		
T9	300	50.17	849	41.93	0.013 (*)	
T12	249	45.28	1332	36.26	0.007 (*)	
T15	188	38.30	689	42.53	0.297	
T18	118	41.67	425	37.41	0.397	
T21	98	48.98	318	37.42	0.041 (*)	
T24	92	42.39	289	39.45	0.616	
T27	92	40.22	323	38.39	0.751	
T30	117	42.74	513	36.06	0.178	
T35	67	53.73	412	34.47	0.002 (*)	0.004 (*)
T40	29	65.52	280	43.93	0.026 (*)	0.043 (*)
T45	24	62.50	117	45.30	0.124	0.190
T50	9	33.33	47	51.06	0.478	0.541
T55	7	71.43	31	38.71	0.116	0.249
T60	2	100.00	5	40.00	0.147	0.546
T70	0	--	3	33.33	--	--
Total	1400	45.86	5633	38.88	0.000 (*)	

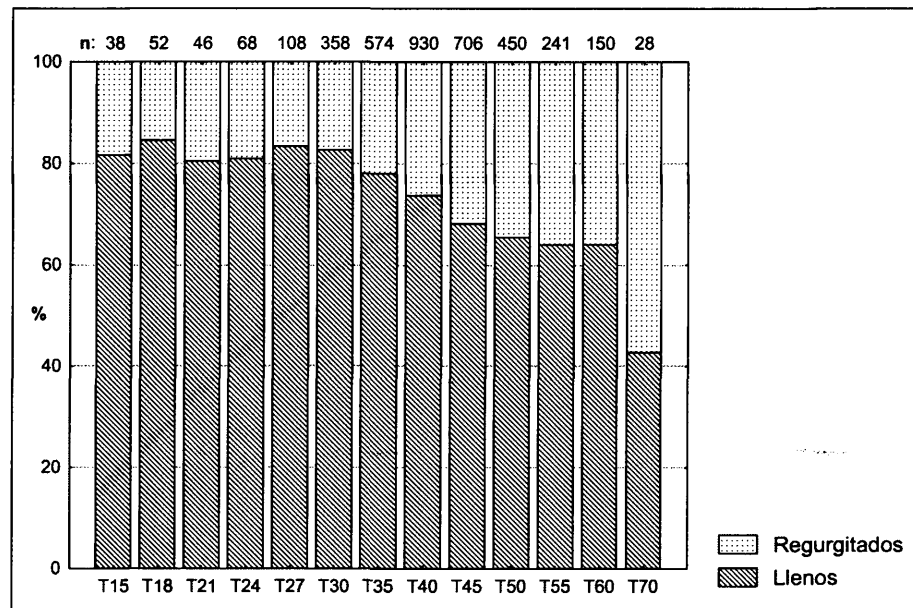


Figura 11. Evolución del porcentaje de estómagos regurgitados por rango de tallas (Estómagos procedentes de barcos comerciales). En el eje superior se muestra el número total de estómagos regurgitados y con alimento en el rango de talla.

En la Figura 11 se observan dos tramos diferenciados, uno para las merluzas menores de 40 cm, sin diferencias significativas entre ellas (Tabla 10) y con un porcentaje de regurgitados inferior al 20 %, excepto para T35 que es del 21.9 %; y otro para las merluzas mayores de 45 cm con una incidencia de la regurgitación superior al 30 %; quedando en medio el rango T40 con un 26.2 % de estómagos regurgitados. La alta incidencia de la regurgitación entre los mayores de 70 cm, cercana al 60%, debe considerarse con precaución, ya que puede deberse al reducido tamaño de la muestra, aunque es significativamente mayor que en todos los demás rangos de tallas.

Tabla 10. Probabilidad de la prueba de chi cuadrado (χ^2) para las distribuciones de estómagos regurgitados frente a llenos para cada par de rangos de talla. (*) Corrección de Yates por ser al menos uno de los valores esperados menor de 10. Celdas sombreadas $p(\chi^2) < 0.05$

	T15	T18	T21	T24	T27	T30	T35	T40	T45	T50	T55	T60
T15												
T18	*0.924											
T21	*0.884	*0.781										
T24	*0.864	*0.771	*0.855									
T27	*0.997	*0.982	*0.840	0.678								
T30	*0.957	*0.882	*0.864	0.721	0.875							
T35	*0.758	0.269	0.706	0.592	0.217	0.086						
T40	*0.374	0.081	0.313	0.195	0.030	0.001	0.061					
T45	*0.118	0.013	0.081	0.030	0.001	0.000	0.000	0.013				
T50	*0.067	0.005	0.041	0.012	0.000	0.000	0.000	0.002	0.364			
T55	*0.050	0.004	0.029	0.008	0.000	0.000	0.000	0.002	0.228	0.664		
T60	*0.061	0.005	0.037	0.012	0.001	0.000	0.000	0.013	0.327	0.729	0.984	
T70	*0.003	*0.000	*0.002	*0.001	*0.000	*0.000	*0.000	*0.001	*0.010	0.015	0.030	0.036

3.2.2.2 Variación del porcentaje de vacuidad

Para el estudio de la vacuidad con la talla sólo se utilizan los estómagos muestreados con posterioridad a 1992 (campañas y comerciales)¹². En la Figura 12 se observa que el porcentaje de estómagos vacíos sigue un patrón muy determinado, manteniéndose alrededor del 40% para los individuos menores de 30-35 cm y subiendo en los individuos mayores, a excepción de los mayores de 60.

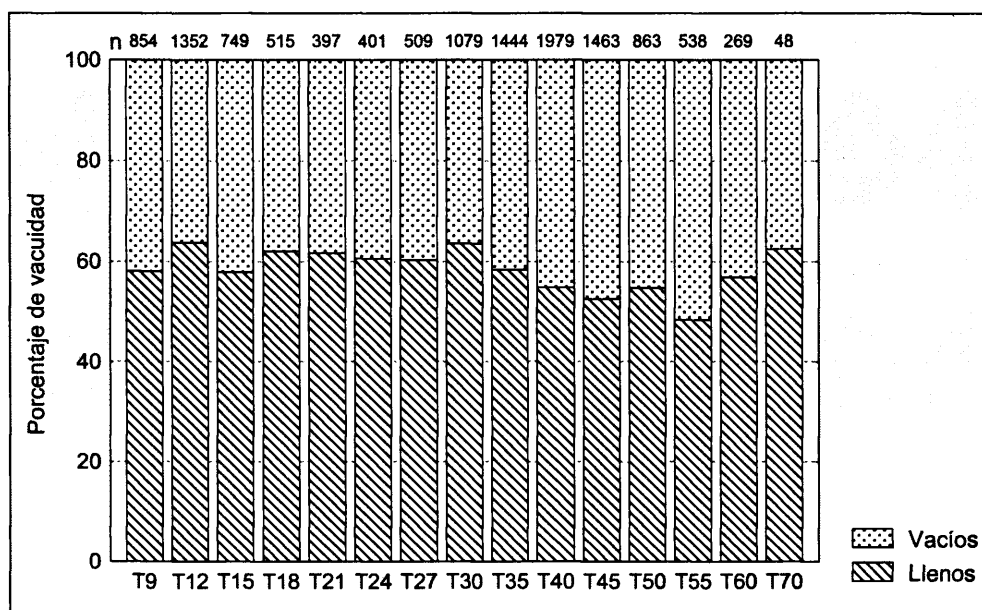


Figura 12. Evolución del porcentaje de estómagos vacíos y llenos por rango de talla (estómagos analizados con posterioridad a 1992). En el eje superior se muestra el número total de estómagos en cada rango de tallas.

La Tabla 11 muestra la probabilidad de que las proporciones de estómagos vacíos y llenos, por rangos de talla, sean significativamente distintas (Prueba χ^2). Si consideramos significativas las diferencias a partir de $\alpha < 0.05$, tenemos que los rangos que más difieren de los demás en cuanto a porcentajes de vacuidad son los que están entre 40 y 60 cm, siendo los inferiores y superiores a estas tallas en general similares.

¹² Recordemos que en los predadores muestreados antes de 1992 no se utilizó la vesícula biliar para determinar la regurgitación, por lo que el porcentaje de vacuidad puede estar infraestimado.

Tabla 11. Probabilidad la prueba de chi cuadrado (χ^2) para las proporciones de estómagos llenos frente al de vacíos para cada par de rangos de talla. (*) Combinaciones en las que se ha aplicado la corrección de Yates por ser el número de muestra del rango T70 menor de 50. Las celdas sombreadas corresponden a probabilidades menores de 0.05)

	T9	T12	T15	T18	T21	T24	T27	T30	T35	T40	T45	T50	T55	T60
T9														
T12	0.007													
T15	0.956	0.008												
T18	0.138	0.497	0.136											
T21	0.224	0.441	0.217	0.896										
T24	0.398	0.239	0.383	0.635	0.747									
T27	0.417	0.162	0.402	0.550	0.669	0.931								
T30	0.014	0.897	0.015	0.577	0.510	0.292	0.210							
T35	0.862	0.004	0.820	0.143	0.241	0.439	0.462	0.009						
T40	0.121	0.000	0.157	0.003	0.013	0.037	0.029	0.000	0.040					
T45	0.011	0.000	0.018	0.000	0.001	0.005	0.003	0.000	0.002	0.182				
T50	0.172	0.000	0.206	0.008	0.021	0.053	0.047	0.000	0.087	0.954	0.309			
T55	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007	0.088	0.018		
T60	0.728	0.031	0.761	0.153	0.212	0.337	0.354	0.043	0.631	0.546	0.200	0.551	0.022	
T70*	0.650	0.971	0.639	0.916	0.959	0.921	0.887	0.999	0.681	0.371	0.230	0.371	0.083	0.570

Si realizamos una agrupación de los rangos de tallas que no presentan diferencias significativas, obtenemos la situación reflejada en la Figura 13 y la Tabla 12, según la cual los individuos menores de 40 cm tienen un porcentaje de estómagos vacíos ligeramente menor del 40% sin diferencias significativas entre ellos; los individuos entre 40 cm y 60 cm tienen un porcentaje de vacuidad significativamente distinto de los menores con valores que varían entre 46% y 47.7%, mientras que los mayores de 60 cm no presentan diferencias significativas con ninguno de los dos grupos anteriores y tienen una vacuidad del 42%.

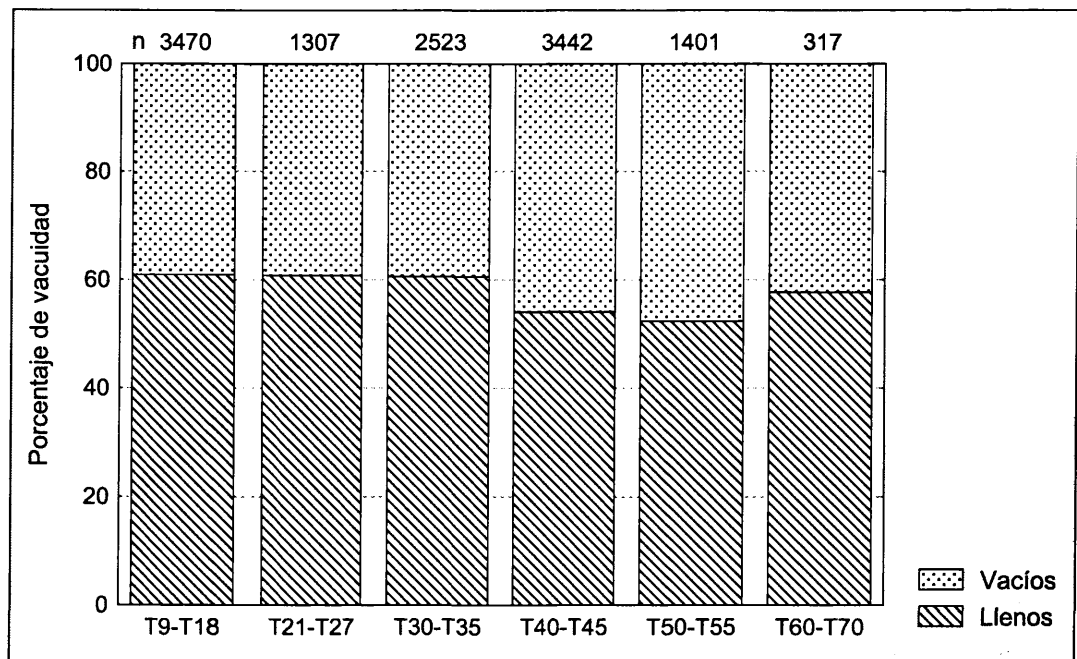


Figura 13. Evolución del porcentaje de estómagos vacíos y llenos por rango de talla (estómagos analizados con posterioridad a 1992). En el eje superior se muestra el número total de estómagos en cada rango de tallas.

Tabla 12. Probabilidad de la prueba de chi cuadrado (χ^2) de las proporciones de estómagos llenos frente al de vacíos para cada par de rangos de talla. Las celdas sombreadas corresponden a probabilidades menores de 0.05.

	T9-T18	T21-T27	T30-T35	T40-T45	T50-T55	T60-T70
T9-T18						
T21-T27	0.966					
T30-T35	0.844	0.912				
T40-T45	0.000	0.000	0.000			
T50-T55	0.000	0.000	0.000	0.302		
T60-T70	0.270	0.312	0.318	0.196	0.081	

3.2.2.3 Variación del volumen estomacal, el número de presas y V%BW medios

La Tabla 13 muestra el número de presas, el volumen estomacal medio y el V%BW por individuo por rango de talla. La Figura 14 muestra también los intervalos de confianza para los dos primeros índices ($\alpha=0.05$) calculados mediante los percentiles 97.5 y 2.5 de un bootstrap no paramétrico y no condicionado con 1 000 iteraciones (Efron & Tibshirani, 1986).

En la Figura 14 vemos que el número medio de presas por estómago descende con la talla; los valores más altos se encuentran en el rango T9 (9-11 cm) con cerca de 1.8 presas por estómago y significativamente mayor ($\alpha=0.05$) que todos los demás a excepción del T12. Los rangos T15 a T21 rondan valores de una presa por estómago con intervalos de confianza muy grandes respecto a los demás rangos de talla, especialmente el T21. Los valores más bajos corresponden a los rangos de talla de T40 a T55 (40 a 59 cm) con alrededor de 0.6 presas por predador, valor que aumenta hasta las 0.7 presas por estómago en los dos rangos de talla mayores.

Tabla 13. Número de presas, volumen y peso estomacal (cc y g) y V%BW medios por rango de talla.

Rango talla	Nº medio	Vol. medio	Peso medio*	V%BW
T9	1.83	0.30	0.28	3.37
T12	1.43	0.61	0.57	3.79
T15	0.97	1.28	1.19	4.37
T18	1.03	2.70	2.50	5.47
T21	0.96	4.70	4.34	5.99
T24	0.76	6.41	5.90	5.64
T27	0.70	8.36	7.69	5.20
T30	0.74	10.20	9.37	4.25
T35	0.65	13.41	12.29	3.56
T40	0.60	14.86	13.61	2.78
T45	0.58	18.30	16.74	2.49
T50	0.60	23.48	21.44	2.31
T55	0.57	21.01	19.20	1.58
T60	0.73	28.44	25.93	1.61
T70	0.73	65.53	59.42	2.35

(*) Estimado mediante la regresión entre volumen medido con trofómetro y peso en g (Capítulo 2)

En cuanto al volumen medio, el rango T70 se ha excluido de la Figura 14 porque su gran intervalo de confianza (23.18 a 119.6 cc) impedía apreciar el resto de los puntos. Este gran intervalo de confianza es debido al bajo tamaño de muestra y sobre todo al alto porcentaje de regurgitados

(37.5%) que hace que sólo se disponga de 12 estómagos llenos. Respecto al resto de los rangos de tallas, vemos que su comportamiento es el opuesto al del número de presas, puesto que el volumen medio aumenta con la talla desde valores de 0.3 cc en los predadores del rango T9 hasta los 28 cc en los del rango T60, aunque hay que tener en cuenta que las diferencias entre los cuatro últimos rangos (es decir los mayores de 45 cm) no son significativas según los intervalos de confianza obtenidos.

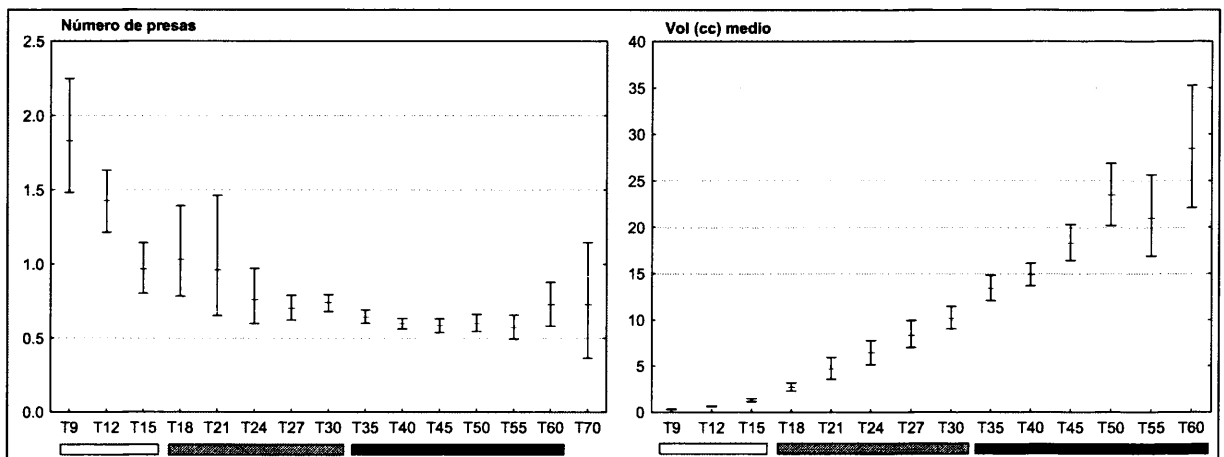


Figura 14. Número de presas y volumen estomacal (cc) medio por individuo y rango de tallas calculados utilizando el factor de corrección de regurgitados. Intervalos de confianza ($\alpha = 0.05$) calculados mediante bootstrap. Los recuadros bajo el eje de abscisas indican las agrupaciones obtenidas mediante los análisis de clasificación jerárquica (ver apartado 3.2.2.6)

Respecto al V%BW medio por rango de talla (Tabla 13 y Figura 15) se observa un incremento del valor medio entre los rangos de talla T9 y T21, para a continuación descender hasta T55 y tener un valor similar en T60. Respecto a los intervalos de confianza ($\alpha = 0.05$), los rangos T18 a T27 tienen valores significativamente mayores que los menores de 15 y mayores de 35. Entre estos rangos mayores no hay diferencias significativas entre T40 a T50 y entre T55 y T60, pero sí entre ambos pares. El rango T70 se presenta con carácter meramente ilustrativo sin que los intervalos de confianza se consideren apropiados dado el reducido tamaño de muestra.

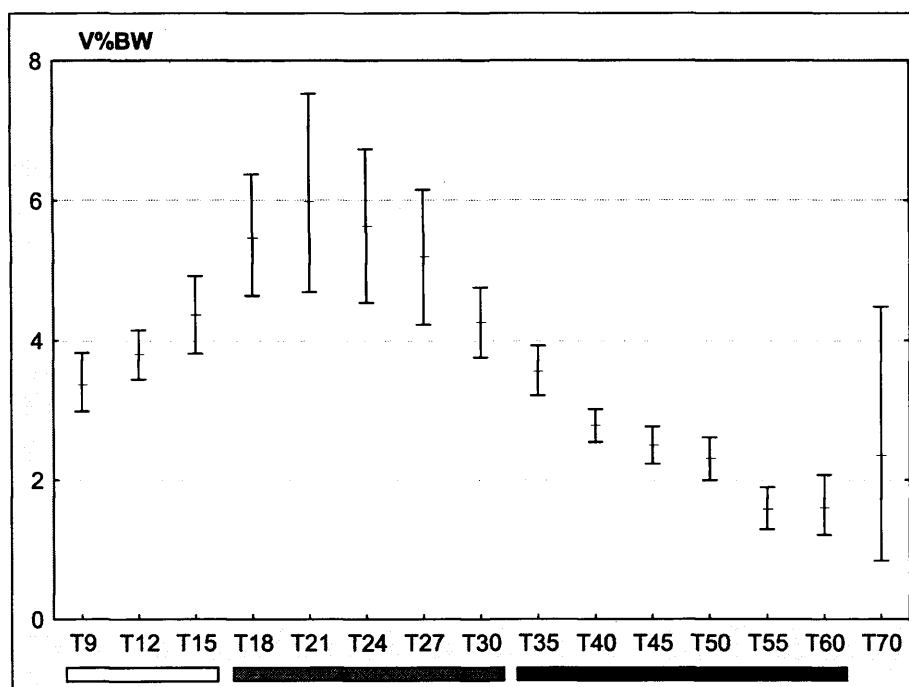


Figura 15. Media del V%BW por individuo y rango de tallas calculados utilizando el factor de corrección de regurgitados. Intervalos de confianza ($\alpha = 0.05$) calculados mediante bootstrap. Los recuadros bajo el eje de abscisas indican las agrupaciones obtenidas mediante los análisis de clasificación jerárquica (ver apartado 3.2.2.6)

3.2.2.4 Variación de la repleción y del V%BW individual máximos

Como se observa en la Figura 16, parecen existir dos tramos en la relación entre la repleción estomacal y la talla de la merluza, ambos con distintas relaciones entre la repleción máxima y la talla; por ello se aplicó el modelo segmentado explicado en la sección de material y métodos del presente capítulo. Se utilizaron los cuantiles 0.99 y 0.95 para estimar dos modelos de repleción máxima y ver la forma de la curva en ambos casos, en los que se obtuvo el mejor ajuste utilizando un modelo exponencial para los dos tramos de la regresión segmentada. La Figura 17 presenta la suma de los residuos absolutos de los dos modelos de regresión por cuantiles para cada punto de corte entre las dos partes, como se puede ver ésta se hace mínima para el corte a 22 cm en ambos modelos, aunque de forma más clara en el cuantil 0.99, lo que indica que este es el punto de corte adecuado (en la regresión por cuantiles la suma absoluta de los residuos, R_1 , depende del cuantil escogido, por lo tanto la menor suma de residuos absolutos, y por lo tanto mayor R_1 en el cuantil 0.99 no implica que este modelo describa mejor la repleción máxima). El ajuste final de los modelos fue:

$$\text{Cuantil 0.95 } V_{\max} = X_I \times 0.108 \times e^{0.241 \times (L+0.5)} + X_S \times 14.761 \times e^{0.038 \times (L+0.5)}, \quad R_1 = 0.80$$

$$\text{Cuantil 0.99 } V_{\max} = X_I \times 0.312 \times e^{0.198 \times (L+0.5)} + X_S \times 17.997 \times e^{0.042 \times (L+0.5)}, \quad R_1 = 0.94$$

donde X_i toma valor 1 para tallas menores de 22 cm y 0 para las mayores, y X_5 al revés, y L representa la talla del individuo a la que se suma 0.5 por estar medidas al centímetro inferior.

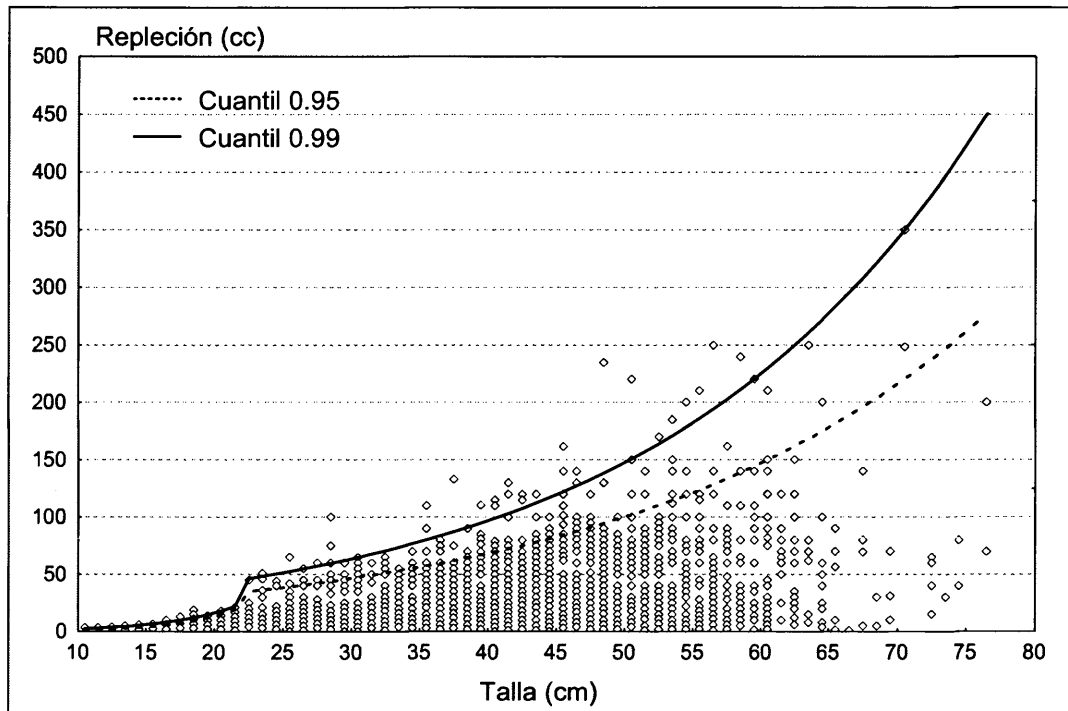


Figura 16. Regresiones segmentadas por cuantiles (0.95 y 0.99) de la repleción máxima (cc) con respecto a la talla y distribución de los puntos utilizados en el ajuste del modelo.

En ambos modelos, representados en la Figura 16, la pendiente es mayor en el caso de los individuos menores de 22 cm, es decir éstos aumentan su repleción máxima con la talla más rápidamente que los mayores. En la talla 22 se produce un salto en la repleción máxima, que reduce la pendiente de la curva y por tanto la tasa de variación con respecto a la talla.

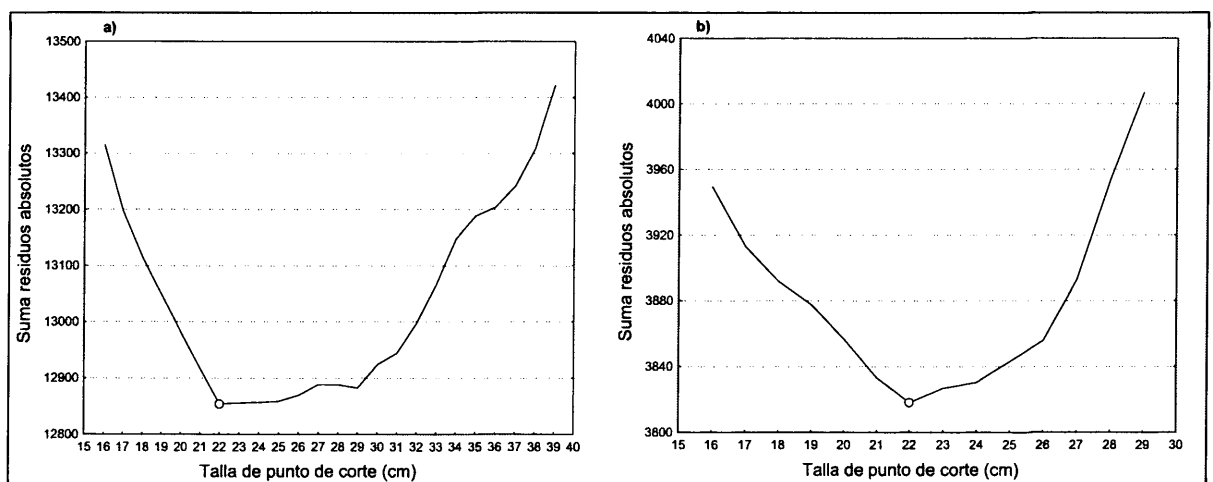


Figura 17. Sumas de residuos absolutos de los modelos de repleción máxima ajustados a distintas tallas de punto de corte, los círculos marcan el valor mínimo para el punto de corte en 22 cm. a) Cuantil 0.95. b) Cuantil 0.99.

En el caso del porcentaje en peso (V%BW) máximo, obtenido dividiendo los resultados de los modelos anteriores por el correspondiente peso del predador obtenido a partir de la regresión talla-peso y representado en la Figura 18, observamos como para los individuos menores de 22 cm el V%BW máximo varía entre el 17 y el 30% para el cuantil 0.95 y entre el 27 y el 52% en el cuantil 0.99, alcanzando el mínimo entre los 12 y los 15 cm según el cuantil. Al alcanzar los 22 cm se produce el mismo salto que en el caso del volumen máximo y se pasa al segundo tramo del modelo compuesto, que comienza con un V%BW máximo bastante mayor (del 60% en el caso del cuantil 0.99) e inmediatamente empieza una rama descendente que alcanza valores del 14 % en los individuos de 80 cm para el cuantil 0.99 y del 8.5% en el 0.95.

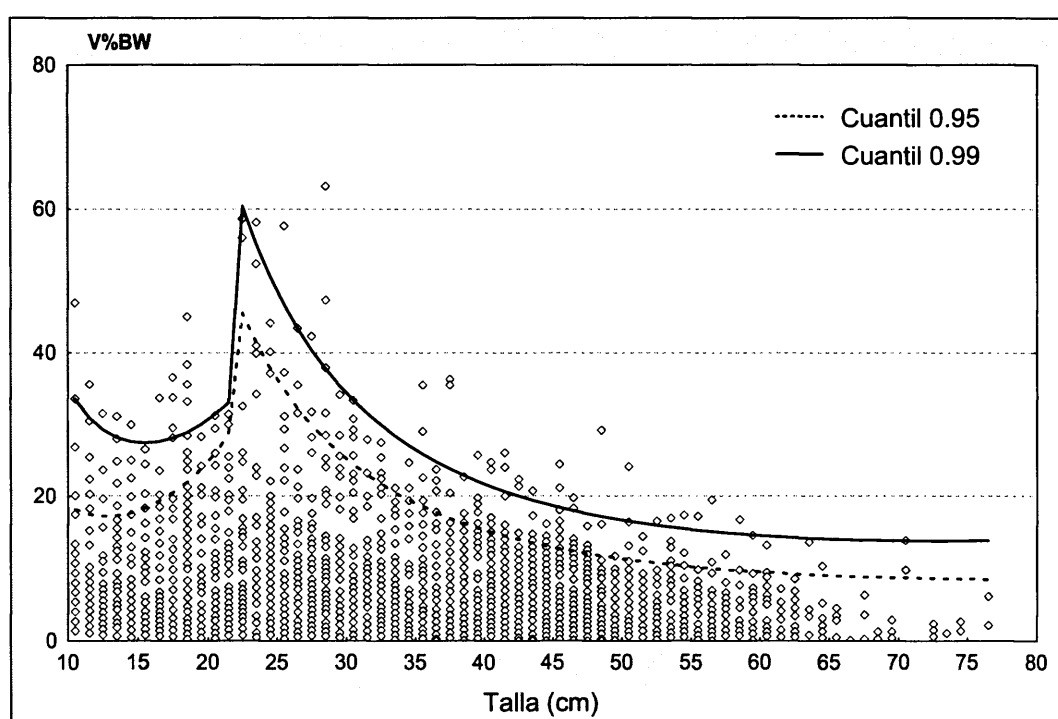


Figura 18. Representación del modelo de regresión segmentada por cuantiles de la repleción máxima transformado en V%BW dividiendo por el peso del individuo.

3.2.2.5 Variación de la composición de la dieta

En la Figura 19 se presenta la significación de las muestras de cada rango de talla analizada según el método propuesto por Modde & Ross (1983). En ella se observa como en todos los rangos de talla la muestra es representativa de la composición de la dieta, a excepción del rango de los predadores mayores de 70 cm, en el cual el escaso número de estómagos con alimento (Tabla 5, n=12) explica la falta de representatividad de la dieta obtenida.

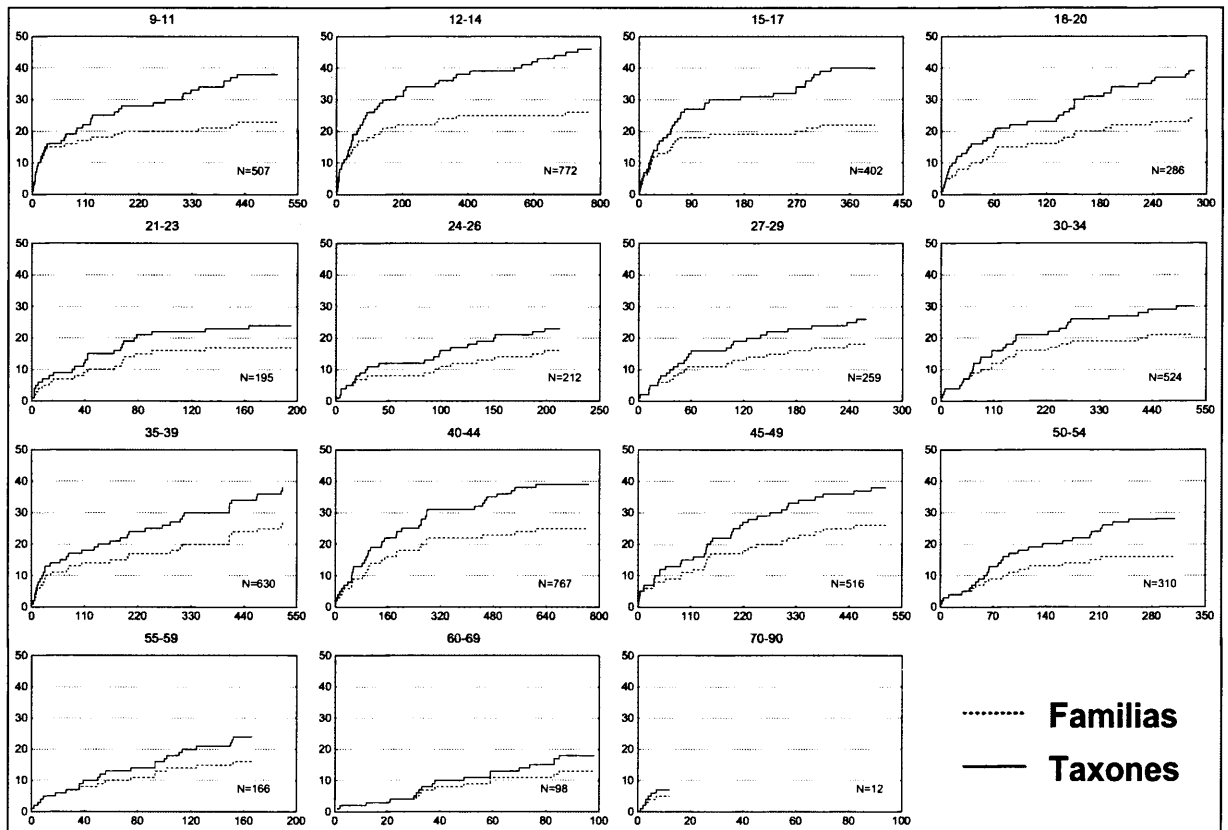


Figura 19. Significación de las muestras por rangos de talla. En abscisas el número de taxones presa y familias encontrados frente al número de estómagos con alimento muestreados (N).

La composición de la dieta en número (Figura 20 superior) varía con la talla, así en los rangos más pequeños, T9 y T12 (9-14 cm) se observa la gran importancia en número de los eufausiáceos, el misidáceo *Lophogaster typicus* Sars 1857, y el grupo Otros Crustáceos; además este subfilo constituye más del 70% de la dieta en estos dos rangos de talla, en los que el único pez destacable es el *G. argenteus*. En el rango T15 descende mucho la importancia de los eufausiáceos y aumenta relativamente la del grupo Otros Crustáceos, el *G. argenteus* y Otros Peces. A partir del rango T18 hay un cambio destacable al aumentar la proporción en número de peces por encima del 50% y al empezar a destacar como presa el *M. poutassou*, que ya constituye más de un 10% de las presas. Los rangos de tallas T21 y T24 siguen este mismo patrón de cambio, con un descenso cada vez más pronunciado de la importancia de los crustáceos en la dieta y un progresivo aumento del *M. poutassou*. Esta presa en el rango T24 alcanza el 33% en número de la dieta, y ya se mantiene en ese porcentaje, e incluso aumenta al 40% (rango T50). El resto de la dieta en estos rangos de talla está constituido por porcentajes variables de otros peces, entre los que sólo destaca el *T. trachurus*, que en el rango T30 llega al 10% en número. El porcentaje de invertebrados, con los crustáceos como componente principal, ya no pasa nunca del 5% de las presas. Por último en el rango T70 se rompe la predominancia del *M. poutassou* como presa principal y aparecen porcentajes apreciables

de *T. trachurus*, *S. scombrus*, *S. pilchardus* y *G. argenteus*, pero dado el reducido tamaño de muestra en este rango de tallas estos resultados deben ser considerados con precaución.

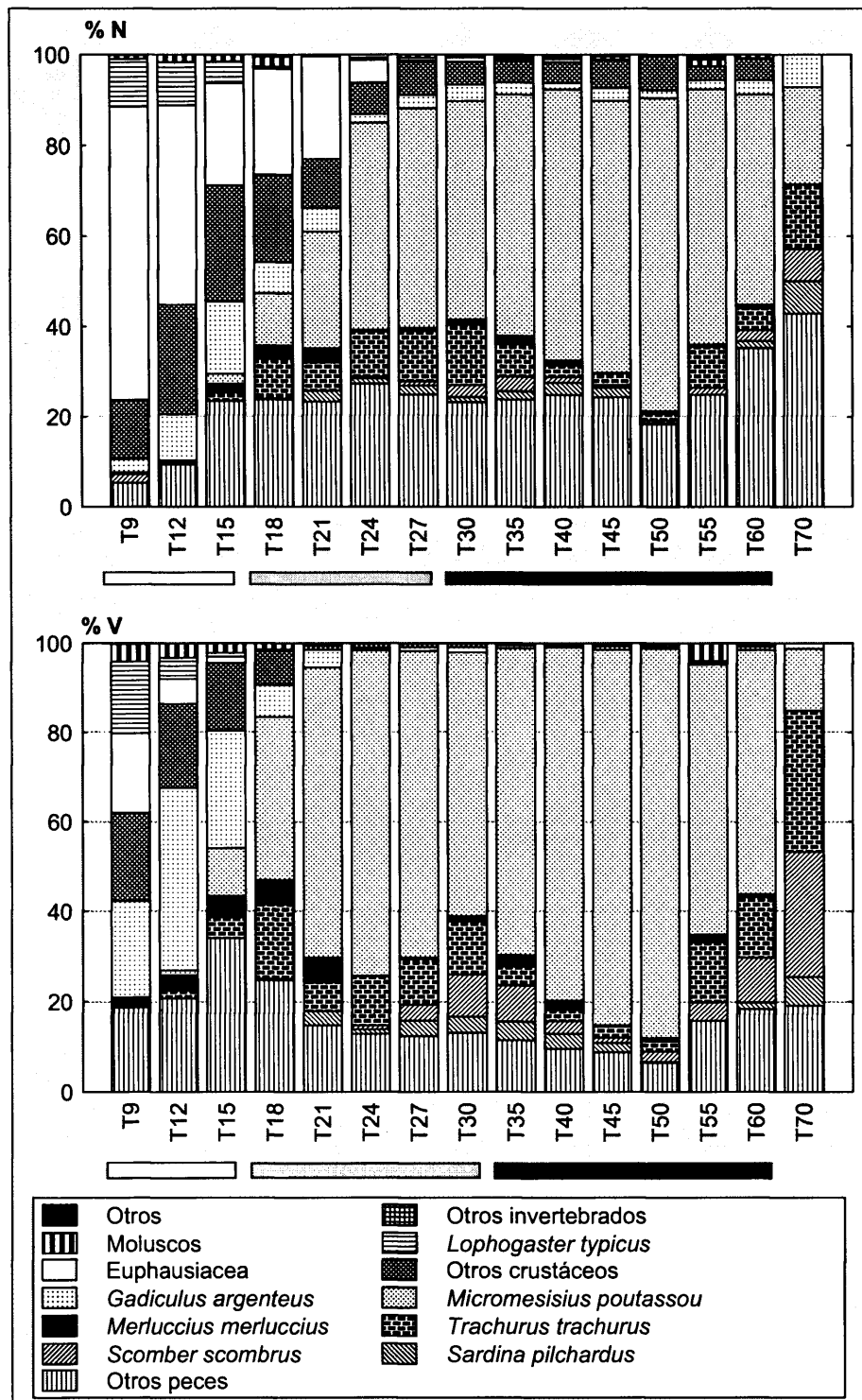


Figura 20. Composición de la dieta por rango de talla, arriba datos en porcentaje en número, abajo en porcentaje en volumen. Los trazos debajo del eje de abscisas indican las agrupaciones obtenidas mediante los análisis de clasificación jerárquica (ver apartado 3.2.2.6).

La composición de la dieta en volumen (Figura 20 inferior) tiene una evolución parecida a la expuesta en número de presas, pero la importancia de los crustáceos en comparación con la de los

peces es menor, dado que los crustáceos que forman parte de la dieta de la merluza son en general mucho más pequeños que los peces. Así nos encontramos con que los eufausiáceos no dominan como presa en ningún rango de talla, ni siquiera en el T9, donde, aunque predominan los crustáceos como grupo con más del 53% del volumen, la presa más importante es el *G. argenteus* con un 21%. En el rango siguiente, T12, ya predominan los peces como presa con algo más del 65% del volumen y el *G. argenteus* domina claramente la dieta de este rango de tallas, con el 40% del volumen total. Los rangos de tallas T15 y T18 son de transición, sigue aumentando el porcentaje de peces en la dieta y además se produce un cambio en la presa principal con un descenso de la importancia del *G. argenteus* y un aumento del *M. poutassou*. En esta transición juegan un papel destacable el *T. trachurus*, que en el rango T18 es un 16% del volumen, y la propia merluza como presa, ya que entre los rangos T15 y T21 es donde más importancia tiene el canibalismo como aporte a la dieta, constituyendo aproximadamente el 5% en volumen. A partir del rango T21 el dominio del *M. poutassou* como presa principal de la merluza es evidente, con porcentajes que varían entre el 59% (T30) y el 86% (T50). En los rangos mayores, T55 a T70, se produce un descenso de la importancia del *M. poutassou*, descenso que se debe al aumento del *T. trachurus* y *S. scombrus*; de hecho en el rango T70 ambas especies son más importantes que el *M. poutassou*, aunque siempre hay que tener en cuenta lo reducido de la muestra de estas tallas.

3.2.2.6 Ordenación de los rangos de talla en función de su dieta

En la Figura 21 se muestran los dendrogramas de agrupación obtenidos a partir de las matrices de datos en número (a) y volumen (b). En ambos casos se observan tres grupos bien definidos. El mayor grado de disimilitud (60%–70%) se da entre los individuos mayores de 70 cm y el resto, hecho debido a que sólo se cuenta con una muestra de 48 peces, de los que sólo 12 tenían alimento en el estómago, por lo que no se extraerán conclusiones sobre este rango de tallas.

A continuación, con ambos índices, se segrega el grupo G1 a una disimilitud entre un 50% y un 60%. Este grupo contiene los tres rangos de menor tamaño, con los individuos entre 9 y 17 cm, los cuales constituyen un grupo uniforme con una disimilitud menor del 30% tanto en volumen como en número. El resto de los rangos de tallas conforman el grupo G2 mucho más variable. Como se ve por los resultados del análisis de SIMPER con datos en volumen para estos dos grupos (Tabla 14), el G1 muestra una alta similitud media, sustentada sobre todo en presas de pequeño tamaño como son el *G. argenteus*, los eufausiáceos, góbidos y dragoncillos, etc, destacando la gran importancia de los crustáceos.

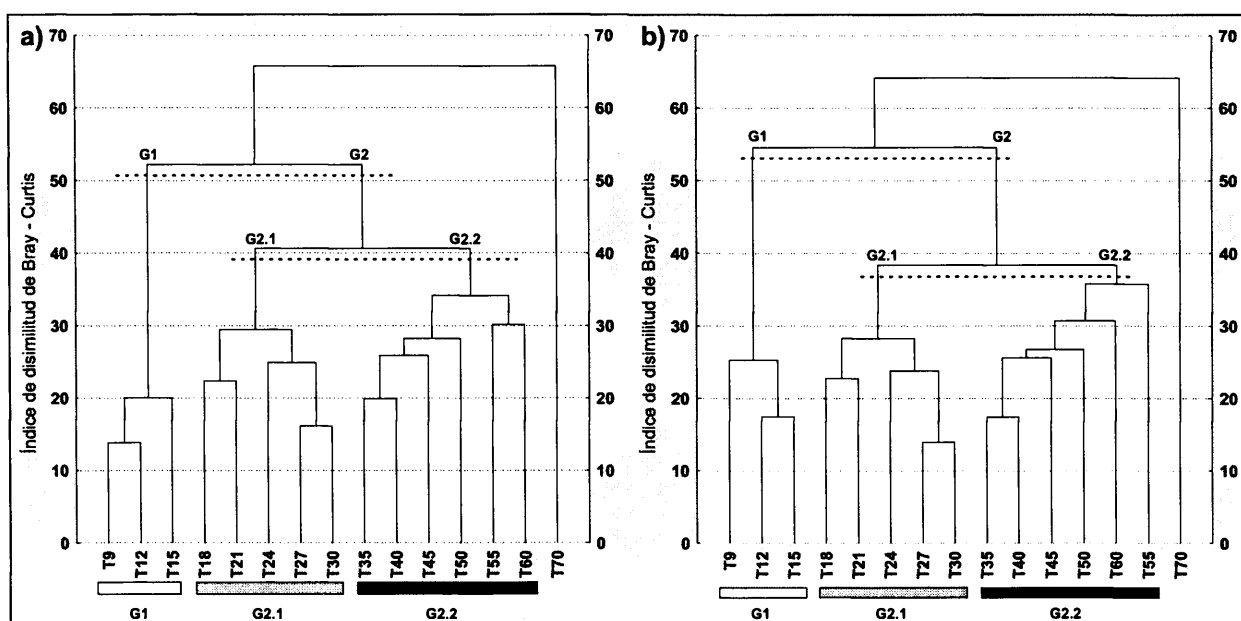


Figura 21. Dendrogramas con la clasificación de los rangos de talla a partir de la composición de la dieta con datos en número (a) y volumen (b), algoritmo de agrupación UPGMA.

Tabla 14. Resultados del análisis SIMPER para los grupos G1 y G2 del análisis de clasificación jerárquica con datos en volumen. Se muestran los cinco taxones presa que más contribuyen a las similitudes intra-grupo y los 10 que más contribuyen a la disimilitud entre grupos. (Abund.: abundancia; Dis: disimilitud; SD: desviación estándar; Contr. contribución; C. cum: contribución acumulada; Gob. y Callion.: Gobiidae y Callionymidae)

G1: T9-T15. Similitud intra-grupo = 77.31				G2: T18-T60. Similitud intra-grupo = 66.26			
Taxón presa	Ab. media	Contr. %	C. acum. %	Taxón presa	Ab. media	Contr. %	C. acum. %
<i>G. argenteus</i>	0.21	7.99	7.99	<i>M. poutassou</i>	9.50	18.71	18.71
Euphausiacea	0.03	5.49	13.48	<i>T. trachurus</i>	1.09	10.65	29.36
Gob. y Callion.	0.03	5.44	18.92	<i>G. argenteus</i>	0.12	6.66	36.02
<i>L. typicus</i>	0.03	5.06	23.98	<i>M. merluccius</i>	0.18	6.52	42.53
Natantia indet.	0.02	5.02	29.01	<i>S. scombrus</i>	0.65	5.88	48.42

Grupos G1 y G2 Disimilitud entre grupos = 54.54						
Taxón presa	Abundancia media		Dis. media	Dis. / SD	Contrib. %	C. cum. %
	G1	G2				
<i>M. poutassou</i>	0.05	9.50	6.34	3.35	11.63	11.63
<i>S. scombrus</i>	0.00	0.65	3.34	1.80	6.12	17.75
<i>T. trachurus</i>	0.02	1.09	3.11	2.27	5.70	23.45
<i>S. pilchardus</i>	0.00	0.25	2.88	2.40	5.29	28.74
<i>C. macrophthalmus</i>	0.00	0.16	2.64	2.50	4.84	33.58
Clupeidae indeterminados	0.00	0.15	2.09	1.55	3.84	37.41
Pleuronectoidei	0.00	0.06	1.70	1.99	3.12	40.53
<i>L. typicus</i>	0.03	0.00	1.44	2.35	2.63	43.16
Gobiidae y Callionymidae	0.03	0.00	1.43	2.02	2.62	45.78
<i>Trisopterus</i> sp.	0.00	0.06	1.34	1.41	2.46	48.25

Por el contrario, la similitud del G2 es menor y se debe a las contribuciones de presas de mayor tamaño entre las que destacan *M. poutassou* y *T. trachurus*, que juntos contribuyen a casi un 30% de la similitud de este grupo. En cuanto a la disimilitud entre estos grupos en el caso del volumen (panel inferior en Tabla 14), está claramente producida por la falta de presas grandes en el G1 (el 40% de la contribución a la disimilitud se debe a peces presa), y en mucha menor medida a presas pequeñas, como es el caso de *L. typicus* y gobiidos y dragoncillos que aparecen al final de la lista

con contribuciones muy bajas. Después, dentro del grupo G2, se separan con una disimilitud de alrededor del 40% dos grupos: el G2.1 contiene los rangos de talla T18 a T35, y el G2.2 los mayores de estas tallas, del T35 al T60. Por lo tanto con ambos índices obtenemos la siguiente agrupación: primero las merluzas entre 9 y 18 cm, luego un segundo grupo entre 18 y 35 cm y por último un tercer grupo entre 35 y 70 cm, mientras los individuos mayores de esta talla quedan separados del resto, aunque es imposible concluir nada al respecto debido al reducido tamaño de muestra.

Tabla 15. Resultados del análisis SIMPER para los grupos G2.1 y G2.2 del análisis de clasificación jerárquica con datos en volumen. Se muestran los cinco taxones presa que más contribuyen a las similitudes intra-grupo y los 10 que más contribuyen a la disimilitud entre grupos. (Abund.: abundancia; Sim.: Similitud; SD: desviación estándar; Contr. Contribución)

G2.1: T18-T30. Similitud intra-grupo = 74.63				G2.2: T35-T60. Similitud intra-grupo = 69.97			
Taxón presa	Ab. media	Contr. %	C. acum. %	Taxón presa	Ab. media	Contr. %	C. acum. %
<i>M. poutassou</i>	3.98	15.40	15.40	<i>M. poutassou</i>	14.11	20.69	20.69
<i>T. trachurus</i>	0.68	10.11	25.50	<i>T. trachurus</i>	1.43	9.55	30.24
<i>E. encrasicolus</i>	0.16	7.32	32.83	<i>S. scombrus</i>	0.98	9.02	39.26
<i>G. argenteus</i>	0.11	6.24	39.07	<i>M. merluccius</i>	0.23	6.79	46.05
<i>C. macrophthalma</i>	0.13	6.05	45.12	<i>G. argenteus</i>	0.12	5.97	52.03

Grupos G2.1 y G2.2 Disimilitud entre grupos = 38.38						
Taxón presa	Abundancia media		Dis. media	Dis. / SD	Contrib. %	C. cum. %
	G2.1	G2.2				
<i>M. poutassou</i>	3.98	14.11	2.39	2.26	6.22	6.22
<i>S. scombrus</i>	0.26	0.98	2.35	1.39	6.11	12.33
Myctophoidei indet..	0.00	0.07	2.09	5.29	5.45	17.79
Clupeidae indet..	0.02	0.26	1.57	1.44	4.09	21.87
Cephalopoda indet..	0.00	0.15	1.49	1.20	3.89	25.76
<i>P. multidentata</i>	0.00	0.03	1.49	2.48	3.87	29.64
<i>P. sivaço</i>	0.00	0.01	1.39	5.14	3.61	33.25
<i>E. encrasicolus</i>	0.16	0.09	1.37	1.27	3.56	36.81
<i>A. sphyraena</i>	0.04	0.01	1.26	1.40	3.29	40.10
<i>S. pilchardus</i>	0.17	0.31	1.23	1.32	3.20	43.30

La Tabla 15 muestra los resultados del análisis de SIMPER con los datos en volumen para los dos grupos de tallas mayores, G2.1 y G2.2. En ambos grupos *M. poutassou* y *T. trachurus* tienen un peso considerable y son las presas que más contribuyen a la similitud intra-grupo con un porcentaje acumulado mayor del 25% en ambos casos. Con menor importancia aparecen en el grupo G2.1 peces presa de menor tamaño como *E. encrasicolus*, *G. argenteus* o la cépola *Cepola macrophthalma* (Linnaeus, 1758), mientras que en el G2.2 aparece *S. scombrus*, una presa de mayor tamaño, la merluza presa, que tiene tamaños variables como presa y *G. argenteus* con una abundancia media prácticamente igual a la del grupo G2.1. La disimilitud entre estos dos grupos viene dada principalmente por las diferentes abundancias medias de *M. poutassou* dentro de cada grupo, la cual alcanza una abundancia media de 14.3 en el grupo de predadores de mayor tamaño, frente a sólo 4.0 en el caso de los predadores menores, G2.1. A continuación aparece la caballa, que como presa de gran tamaño es una presa más común en el grupo G2.2. Posteriormente, en

orden decreciente de contribución a la disimilitud entre grupos, encontramos una serie de especies batipelágicas con importantes migraciones diarias en la columna de agua (mictófidios, y las dos especies del género *Pasiphaea*), que sólo aparecen en los predadores mayores del grupo G2.2, mezclados con los Clupeidae indeterminados y los cefalópodos, que también son más abundantes en este grupo.

La Tabla 16 muestra los resultados del análisis de SIMPER para los grupos G1 y G2 con datos en número. Se observan unos resultados similares a los de los datos en volumen con un mayor peso en las similitudes intra-grupo y disimilitudes entre grupos de presas de pequeño tamaño, que tienen una mayor importancia en número que en volumen, así los eupausiáceos tienen la mayor contribución a la similitud del grupo G1, y cuatro de los cinco taxones presa que más contribuyen a la similitud son crustáceos de pequeño tamaño.

Tabla 16. Resultados del análisis SIMPER para los grupos G1 y G2 del análisis de clasificación jerárquica con datos en número. Se muestran los cinco taxones presa que más contribuyen a las similitudes intra-grupo y los 10 que más contribuyen a la disimilitud entre grupos. (Abund.: abundancia; Sim.: Similitud; SD: desviación estándar; Contr. Contribución).

G1: T9-T15. Similitud intra-grupo = 82.01				G2: T18-T60. Similitud intra-grupo = 72.83			
Taxón presa	Ab. media	Contr. %	C. acum. %	Taxón presa	Ab. media	Contr. %	C. acum. %
Euphausiacea	0.66	9.00	9.00	<i>M. poutassou</i>	0.32	15.57	15.57
<i>G. argenteus</i>	0.11	6.25	15.25	<i>T. trachurus</i>	0.05	8.72	24.29
<i>L. typicus</i>	0.12	6.12	21.37	<i>G. argenteus</i>	0.02	7.38	31.67
Natantia indet..	0.05	5.63	26.99	Natantia indet..	0.01	6.19	37.86
<i>Processa</i> spp.	0.05	5.26	32.25	<i>M. merluccius</i>	0.01	5.25	43.11

Grupos G1 y G2 Disimilitud entre grupos = 36.29						
Taxón presa	Abundancia media		Dis. media	Dis. / SD	Contrib. %	C. cum. %
	G1	G2				
Euphausiacea	0.66	0.04	3.57	1.97	6.84	6.84
<i>M. poutassou</i>	0.01	0.32	2.86	3.87	5.48	12.32
<i>L. typicus</i>	0.12	0.00	2.62	2.66	5.01	17.33
Amphipoda	0.04	0.00	2.38	3.97	4.56	21.89
Gobiidae y Callionymidae	0.03	0.00	1.99	2.50	3.81	25.70
Mysidacea	0.01	0.00	1.91	4.26	3.66	29.37
<i>S. arctus</i>	0.02	0.00	1.89	2.75	3.61	32.98
Crustacea indet..	0.03	0.00	1.82	1.96	3.49	36.47
<i>S. pilchardus</i>	0.00	0.01	1.61	2.62	3.09	39.56
<i>C. macrophthalma</i>	0.00	0.01	1.48	2.69	2.84	42.40

En el grupo G2 también tiene una mayor importancia en la contribución el *G. argenteus* y los Natantia, mientras desaparece la caballa. La disimilitud en este caso está determinada de forma inversa al análisis de la matriz de datos en volumen y se debe principalmente a pequeñas presas que tienen gran importancia en el G1 y muy escasa o ninguna en el G2, la única excepción destacable es la bacaladilla que es la segunda especie en contribución a la disimilitud con una importante abundancia media en número en el G2 y muy escasa en el G1.

La similitud intra-grupo en número de los grupos G2.1 y G2.2 (Tabla 17) está determinada prácticamente por los mismos taxones que en caso de los datos en volumen, con las únicas diferencias de la sustitución de la cépola por los natantia en el G2.1, y de la merluza presa por *Pasiphaea sivado* (Risso, 1816) en el G2.2, además de pequeñas variaciones en el orden de contribución. La disimilitud, sin embargo está determinada por presas de menor tamaño y mayor contribución en número que no aparecían en el caso de los datos en volumen, como son los eupausiáceos, *Processa* spp., *Chlorotocus crassicornis* (Costa 1871), o *Solenocera membranacea* (Risso 1866), además de las especies batipelágicas ya mencionadas en el caso anterior (*P. sivado*, mictófidós y *Pasiphaea multidentata* Lesmark 1866); por el contrario las presas de mayor tamaño, como la bacaladilla, la caballa, los clupeidos o los cefalópodos no contribuyen a la disimilitud en número.

Tabla 17. Resultados del análisis SIMPER para los grupos G2.1 y G2.2 del análisis de clasificación jerárquicos con datos en número. Se muestran los cinco taxones presa que más contribuyen a las similitudes intra-grupo y los 10 que más contribuyen a la disimilitud entre grupos. (Abund.: abundancia; Sim.: Similitud; SD: desviación estándar; Contr. Contribución).

G2.1: T18-T30. Similitud intra-grupo = 73.50				G2.2: T35-T60. Similitud intra-grupo = 69.35			
Taxón presa	Ab. media	Contr. %	C. acum. %	Taxón presa	Ab. media	Contr. %	C. acum. %
<i>M. poutassou</i>	0.27	11.69	11.69	<i>M. poutassou</i>	0.35	16.44	16.44
<i>T. trachurus</i>	0.08	8.85	20.54	<i>T. trachurus</i>	0.03	7.68	24.12
<i>G. argenteus</i>	0.03	6.55	27.09	<i>G. argenteus</i>	0.01	7.02	31.14
Natantia indet..	0.02	6.24	33.33	<i>S. scombrus</i>	0.01	5.80	36.94
<i>E. encrasicolus</i>	0.03	5.72	39.05	<i>P. sivado</i>	0.01	5.63	42.57

Grupos G2.1 y G2.2 Disimilitud entre grupos = 40.66						
Taxón presa	Abundancia media		Dis. media	Dis. / SD	Contrib. %	C. cum. %
	G2.1	G2.2				
Euphausiacea	0.09	0.00	2.48	1.70	6.09	6.09
<i>P. sivado</i>	0.00	0.01	1.98	5.77	4.87	10.96
Myctophoides	0.00	0.01	1.74	3.90	4.28	15.25
<i>E. encrasicolus</i>	0.03	0.00	1.58	1.43	3.89	19.14
<i>P. multidentata</i>	0.00	0.00	1.51	4.01	3.72	22.86
<i>Processa</i> spp.	0.02	0.00	1.32	1.34	3.24	26.10
<i>C. crassicornis</i>	0.01	0.00	1.29	1.70	3.17	29.27
<i>S. membranacea</i>	0.01	0.00	1.28	1.32	3.14	32.41
<i>A. sphyraena</i>	0.01	0.00	1.27	1.44	3.11	35.52
<i>C. macrophthalmia</i>	0.01	0.00	1.24	1.44	3.05	38.58

Los resultados de los análisis de MDS-NP a partir de las mismas matrices de datos en volumen y número (Figura 22 y Figura 23 respectivamente) concuerdan con los resultados de los análisis de clasificación jerárquica. En el caso de los datos en volumen, el estrés en la configuración final con dos dimensiones fue de 0.055 después de 12 iteraciones, y en la Figura 24 (a) se observa como los residuos del correspondiente diagrama de Shepard entre las disimilitudes de Bray – Curtis originales y las distancias resultantes del análisis de MDS son pequeños, lo que indica que la representación con 2 dimensiones no implica una gran pérdida de información. En la ordenación resultante de

este análisis (Figura 22) se observa como la primera dimensión separa al grupo G1 (9-17 cm) de los otros dos (G2.1 y G2.2) que quedan separados por la 2ª dimensión del análisis. El rango T70 queda muy apartado del resto en los dos casos.

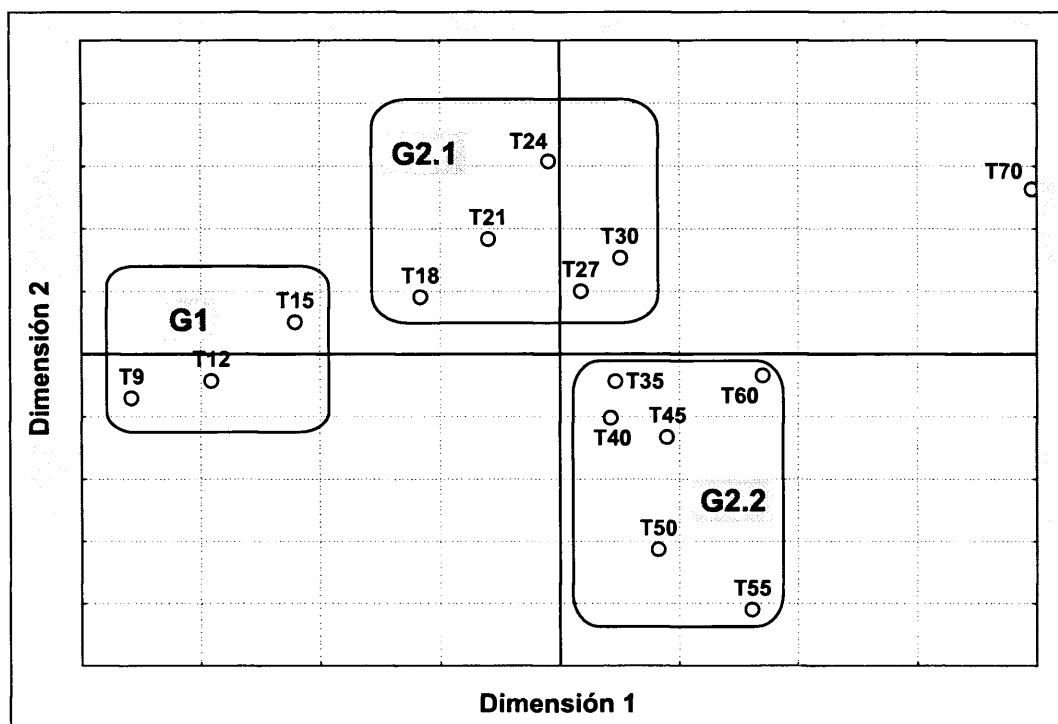


Figura 22. Representación de las dimensiones resultantes del análisis de MDS-NP con datos en volumen

En el análisis de los datos en número, el estrés con la configuración de dos dimensiones fue de 0.0642 después de 11 iteraciones, y en la Figura 24 (b) se observa lo adecuado de la representación con dos dimensiones. La representación del análisis propiamente dicho (Figura 23) es muy similar a la de los datos en volumen, así se observa como la primera dimensión separa principalmente al grupo G1 (9 – 17 cm) del G2.1 y del G2.2 que en esta dimensión prácticamente constituyen un continuo, mientras la segunda dimensión es la que separa a los grupos G2.1 y G2.2. Por lo tanto las diferencias entre los resultados con ambos índices son muy limitadas y prácticamente anecdóticas. En el caso de los datos en número se observa una mayor proximidad de los rangos de talla T9 y T12, mientras que los rangos T35 a T45 están más separados que en el caso de los datos en volumen. Por otra parte los rangos T50 y T55 invierten su situación con respecto a la 2ª dimensión del análisis.

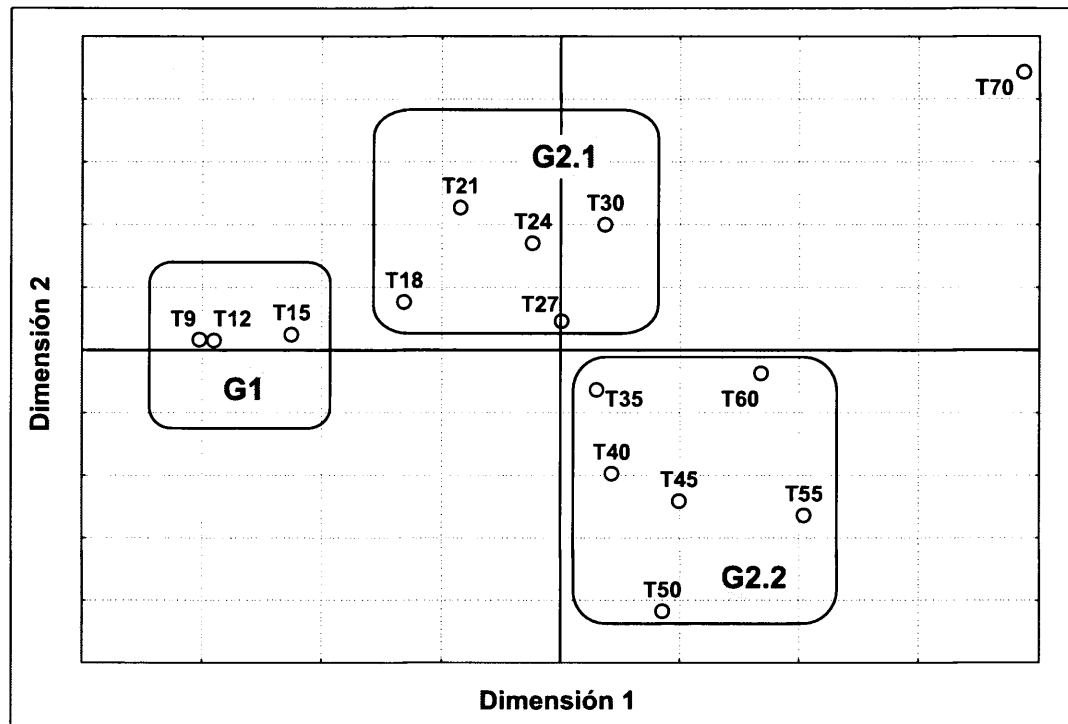


Figura 23. Representación de las dimensiones resultantes del análisis de MDS-NP con datos en número.

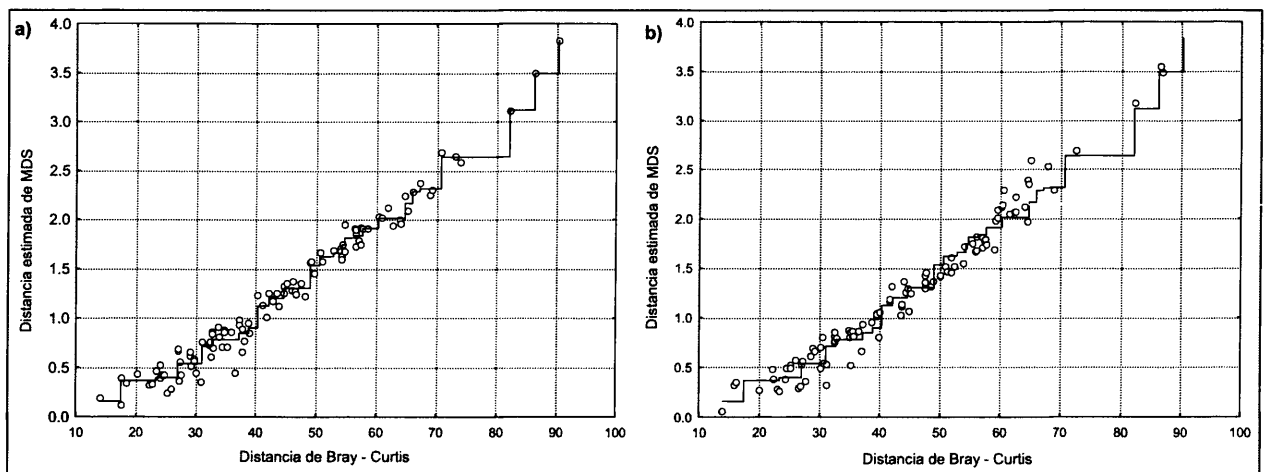


Figura 24. Diagramas de Shepard de las ordenaciones de MDS-NP representando la relación entre las disimilitudes originales y las distancias resultantes de la configuración final en y a) volumen y b) número.

En la Tabla 18 se resumen los resultados de los índices de correlación no paramétricos (R de Spearman) entre las dimensiones de la configuración final de los análisis de MDS-NP y una serie de características de las dietas o ecológicas en cada rango de talla. Para calcular estas correlaciones se excluyó el rango T70, ya que, dado su alejamiento del resto de los rangos en todos los análisis y el bajo tamaño de muestra, se consideró que no debía incluirse en estos análisis para evitar su contribución espuria al coeficiente de correlación.

Como se puede ver las tres características que mejor se correlacionan con las primeras dimensiones del análisis de MDS-NP, tanto en número como en volumen, son la talla media y los dos índices de repleción. A continuación nos encontramos las proporciones en número de peces y crustáceos

en la dieta, la proporción de peces está correlacionada positivamente y la de crustáceos negativamente, es decir que el aumento de unos supone el descenso de los otros. Posteriormente aparece el número medio de presas por estómago calculado mediante el índice de corrección de regurgitados.

Tabla 18. Índices de correlación de Spearman entre las dimensiones de la configuración final de los análisis de MDS-NP y datos ecológicos de cada rango de talla excepto T70. (* Datos con $p < 0.01$; ** R de Spearman > 0.85).

	Datos en volumen		Datos en número	
	1ª Dimensión	2ª Dimensión	1ª Dimensión	2ª Dimensión
Talla media (cm.)	0.978 **	-0.455	0.987 **	-0.609
Replección media estómagos llenos (cc.)	0.978 **	-0.455	0.987 **	-0.609
Replección media (cc., correc. regur.)	0.969 **	-0.451	0.974 **	-0.613
%N de peces	0.916 **	-0.345	0.921 **	-0.473
%N de crustáceos	-0.916 **	0.345	-0.921 **	0.473
Número medio presas (correc. Regur.)	-0.846 *	0.543	-0.903 **	0.657
%V de crustáceos	-0.842 *	0.481	-0.868 **	0.604
%N de <i>M. poutassou</i>	0.807 *	-0.508	0.851 **	-0.631
Proporción de presas pelágicas (N)	0.785 *	-0.262	0.807 *	-0.358
Proporción de presas pelágicas (V)	0.736 *	-0.235	0.736 *	-0.437
%V de peces	0.719 *	-0.196	0.705 *	-0.376
Nº Hill 1 en volumen	-0.635	0.319	-0.684 *	0.495
Nº Hill 1 en número	-0.626	0.776 *	-0.688 *	0.785 *
V%BW medio	-0.622	0.855 **	-0.648	0.886 **
Nº Hill 0 (Nº de taxones presa)	-0.606	-0.159	-0.615	-0.046
Nº Hill 10 en número	-0.587	0.780 *	-0.648	0.798 *
Nº Hill 2 en N (Nº de presas muy abundantes)	-0.582	0.785 *	-0.644	0.807 *
%V de <i>M. Poutassou</i>	0.565	-0.222	0.609	-0.385
Nº Hill 2 en volumen	-0.552	0.257	-0.600	0.424
Nº Hill 10 en volumen	-0.543	0.222	-0.591	0.389
%V de <i>M. merluccius</i> presa	-0.495	0.068	-0.468	0.218
%N de <i>M. merluccius</i> presa	-0.165	0.446	-0.196	0.451

A partir de este factor los índices de correlación bajan de 0.85, a valores inferiores a 0.80, aunque siguen siendo estadísticamente significativos, y a continuación aparece la proporción de crustáceos en volumen, que se correlaciona también negativamente con las primeras dimensiones de ambos índices. Otro factor que se correlaciona positivamente con la primera dimensión de ambos índices es el porcentaje en número de *M. poutassou* en la dieta, al igual que las proporciones de presas pelágicas en volumen y en número y el porcentaje de peces en volumen. Todas estas correlaciones tienen el mismo signo en el caso de la primera dimensión del análisis con los datos en número, aunque en este caso las correlaciones son mayores, y además también son mayores de 0.85 en el caso del número medio de presas, el porcentaje en volumen de crustáceos y en número de bacaladilla. Por otra parte también son estadísticamente significativas ($p < 0.01$) las correlaciones negativas entre la primera dimensión en número y los índices de diversidad en número de individuos calculados a partir de la serie de Hill (1973). De acuerdo con Hill (1973) un valor de diversidad es figuradamente una medida de cuántas especies están presentes si examinamos la

muestra con cierto detalle para encontrar rarezas, y cuanto mayor es el valor de a en la serie de Hill (N_a) menos 'en detalle' está hecha nuestra exploración de la muestra, es decir menos nos ocupamos de las especies raras y más nos interesan las más abundantes. Así, N_0 es el número total de especies que aparece en la muestra (por ello su valor es igual en volumen que en número), N_1 correspondería al número de especies proporcionalmente abundantes eliminando las más raras o menos frecuentes de nuestro cómputo. N_2 recíproco del índice de diversidad de Simpson sería el número de especies muy abundantes, y por último N_{10} (utilizado en este caso como indicador de N_∞) corresponde al número de especies más comunes, es decir cuantas especies son las dominantes con una proporción de la abundancia igual.

En el caso de la 2ª dimensión las correlaciones son menos importantes y sólo encontramos cuatro factores correlacionados con ellas. En ambos índices, número y volumen, el mayor índice de correlación es con el V%BW y a continuación con los tres índices de diversidad en número, a excepción del número total de especies (N° Hill O), en los tres con índices de Spearman menores de 0.85.

3.2.2.7 Composición de la dieta de los rangos resultantes de la ordenación

Ante los resultados obtenidos se decidió agrupar los rangos de talla en cuatro grupos, los menores de 18 cm, los individuos entre 18 y 34 cm, aquellos entre 35 y 69 cm y por último el rango de 70 cm y mayores, del que, aunque aparentemente presenta grandes diferencias con el resto de rangos de tallas, no se pueden extraer conclusiones dado el escaso tamaño de muestra.

Tabla 19. Composición de la dieta en porcentaje en volumen de los rangos de talla (cm) resultantes de la ordenación según la composición de la dieta.

	9-17	18-34	35-69	70-90	TOTAL
CRUSTACEA	27.32	1.44	0.50	0.00	1.15
AMPHIPODA	0.66	0.00	0.00	0.00	0.01
Amphipoda indeterminados	0.45	0.00	0.00	0.00	0.01
Hyperiidae indeterminados	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00
DECAPODA	15.65	1.32	0.46	0.00	0.89
Anomura	0.12	0.02	0.04	0.00	0.04
<i>Galathea</i> spp.	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Munida</i> spp.	0.04	0.01	0.03	0.00	0.03
<i>Pagurus prideaux</i>	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01
Anomura indeterminados	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
Brachyura	0.14	0.02	0.03	0.00	0.03
<i>Bathynectes maravigna</i>	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01
<i>Goneplax rhomboides</i>	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00
Inachiidae indeterminados	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
<i>Liocarcinus depurator</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Liocarcinus</i> spp.	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
<i>Polybius henslowi</i>	0.00	0.00	0.02	0.00	0.02
Brachyura indeterminados	0.03	0.01	0.00	0.00	0.00

Tabla 19. (Cont.) Composición de la dieta en porcentaje en volumen de los rangos de talla (cm) resultantes de la ordenación según la composición de la dieta.

	9-17	18-34	35-69	70-90	TOTAL
Decapoda indeterminados	0.20	0.01	0.00	0.00	0.01
Macrura: <i>Scyllarus arctus</i>	0.96	0.01	0.00	0.00	0.02
Natantia	14.23	1.26	0.39	0.00	0.79
<i>Alpheus glaber</i>	2.19	0.12	0.02	0.00	0.08
<i>Chlorotocus crassicornis</i>	1.72	0.24	0.01	0.00	0.08
Crangonidae indeterminados	0.13	0.00	0.00	0.00	0.01
<i>Dichelopandalus bonnieri</i>	0.00	0.06	0.02	0.00	0.03
<i>Pasiphaea multidentata</i>	0.00	0.00	0.09	0.00	0.07
<i>Pasiphaea sivado</i>	0.00	0.00	0.07	0.00	0.06
Penaeidea indeterminados	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Plesionika heterocarpus</i>	0.28	0.00	0.01	0.00	0.01
<i>Processa</i> spp	4.70	0.18	0.03	0.00	0.14
<i>Solenocera membranacea</i>	1.98	0.31	0.06	0.00	0.13
Natantia indeterminados	3.21	0.35	0.07	0.00	0.18
EUPHAUSIACEA indeterminados	5.43	0.08	0.00	0.00	0.12
ISOPODA indeterminados	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00
MYSIDACEA	4.81	0.02	0.03	0.00	0.11
<i>Gnathophausia zoea</i>	0.00	0.00	0.02	0.00	0.02
<i>Lophogaster typicus</i>	4.60	0.02	0.00	0.00	0.09
Mysidacea indeterminados	0.21	0.00	0.00	0.00	0.00
CRUSTACEA INDETERMINADOS	0.75	0.01	0.00	0.00	0.02
MOLLUSCA	2.87	0.12	0.46	0.00	0.44
CEPHALOPODA	2.86	0.12	0.45	0.00	0.43
Decabrachia	2.55	0.11	0.43	0.00	0.41
<i>Alloteuthis</i> spp.	1.65	0.10	0.01	0.00	0.05
<i>Loligo</i> spp.	0.14	0.01	0.27	0.00	0.22
Omastrephidae indeterminados	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Rossia macrosoma</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Sepia officinalis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Sepiidae indeterminados	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Sepiola</i> spp.	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00
Sepiolidae indeterminados	0.24	0.00	0.00	0.00	0.00
Decabrachia indeterminados	0.32	0.00	0.15	0.00	0.13
Octobrachia indeterminados	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00
Cephalopoda indeterminados	0.23	0.01	0.02	0.00	0.02
GASTROPODA	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01
<i>Scaphander lignarius</i>	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01
Turritellidae	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
Gastropoda indeterminados	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
PISCES	69.79	98.43	99.00	100.00	98.38
ANACANTHINI	43.65	67.12	78.68	19.87	75.30
Gadidae	37.49	64.91	77.26	19.87	73.68
<i>Gadiculus argenteus</i>	31.45	1.67	0.56	1.19	1.33
<i>Micromesistius poutassou</i>	5.29	61.68	76.17	13.91	71.59
<i>Phycis blennoides</i>	0.00	0.00	0.12	4.77	0.16
<i>Trisopterus luscus</i>	0.00	0.13	0.03	0.00	0.04
<i>Trisopterus minutus</i>	0.56	1.39	0.02	0.00	0.26
<i>Trisopterus</i> spp.	0.00	0.02	0.22	0.00	0.18
Gadidae indeterminados	0.19	0.03	0.14	0.00	0.12
Lotidae: <i>Gaidropsarus macrophthalmus</i>	2.41	0.66	0.04	0.00	0.19
Macrouridae indeterminados	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Merlucciidae: <i>Merluccius merluccius</i>	3.75	1.55	1.37	0.00	1.43
APODES: Congridae: <i>Conger conger</i>	0.00	0.06	0.00	0.00	0.01

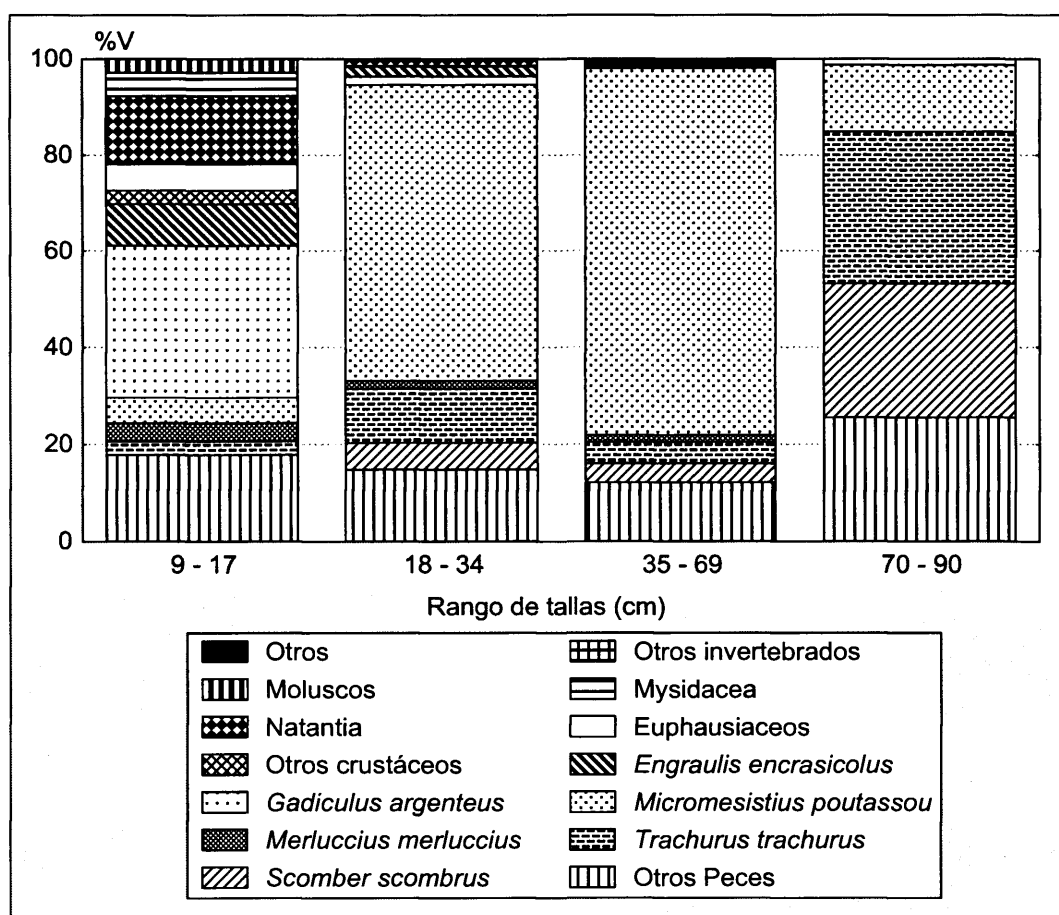
Tabla 19. (Cont.) Composición de la dieta en porcentaje en volumen de los rangos de talla (cm) resultantes de la ordenación según la composición de la dieta.

	9-17	18-34	35-69	70-90	TOTAL
CALLIONYMOIDEI: Callionymidae	0.81	0.01	0.01	0.00	0.02
<i>Callionymus maculatus</i>	0.57	0.01	0.01	0.00	0.02
<i>Callionymus</i> spp.	0.23	0.00	0.00	0.00	0.00
GOBIOIDEI: Gobiidae	2.93	0.01	0.02	0.00	0.07
<i>Deltentosteus quadrimaculatus</i>	0.23	0.01	0.00	0.00	0.01
<i>Leusueurigobius friesii</i>	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Pomatochistus</i> spp.	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00
Gobiidae indeterminados	2.54	0.00	0.02	0.00	0.06
ISOSPONDYLI	11.12	5.78	3.99	6.36	4.46
Alepocephalidae indeterminados	0.00	0.00	0.29	0.00	0.23
Argentinidae: <i>Argentina sphyraena</i>	1.76	0.55	0.08	0.00	0.19
Clupeidae	0.00	3.20	3.12	6.36	3.11
<i>Sardina pilchardus</i>	0.00	2.97	2.24	6.36	2.37
<i>Sprattus sprattus</i>	0.00	0.00	0.10	0.00	0.08
Clupeidae indeterminados	0.00	0.23	0.78	0.00	0.66
Engraulidae: <i>Engraulis encrasicolus</i>	8.66	2.03	0.37	0.00	0.80
Sternoptychidae	0.70	0.00	0.01	0.00	0.02
<i>Argyropelecus</i> spp.	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01
<i>Maurolicus muelleri</i>	0.70	0.00	0.00	0.00	0.01
Stomiatoidei indeterminados	0.00	0.00	0.12	0.00	0.10
MYCTOPHOIDEI	0.72	0.00	0.33	0.00	0.27
Myctophoidei indeterminados	0.72	0.00	0.31	0.00	0.26
Paralepididae indeterminados	0.00	0.00	0.02	0.00	0.01
OPHIDIODEI: Carapidae	1.02	0.00	0.02	0.00	0.04
<i>Echiodon dentatus</i>	0.80	0.00	0.02	0.00	0.03
Carapidae indeterminados	0.22	0.00	0.00	0.00	0.00
PERCOIDEI	2.95	13.27	6.24	31.65	7.70
Ammodytidae: <i>Ammodytes tobianus</i>	0.11	0.03	0.00	0.00	0.01
Carangidae: <i>Trachurus trachurus</i>	2.84	11.18	4.49	31.65	5.94
Cepolidae: <i>Cepola macrophthalma</i>	0.00	2.06	1.24	0.00	1.34
Sparidae: <i>Boops boops</i>	0.00	0.00	0.52	0.00	0.41
PLEURONECTOIDEI	0.05	0.66	0.19	0.00	0.26
Bothidae: <i>Arnoglossus</i> spp.	0.05	0.32	0.04	0.00	0.09
Scophthalmidae: <i>Lepidorhombus boscii</i>	0.00	0.10	0.00	0.00	0.02
Pleuronectoidei indeterminados	0.00	0.24	0.15	0.00	0.16
SCOMBROIDEI: Scombridae: <i>S. scombrus</i>	0.00	5.52	3.87	27.82	4.39
SCORPAENOIDEI: Triglidae indeterminados	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01
ZEOMORPHI: Caproidae: <i>Capros aper</i>	0.00	0.03	0.01	0.00	0.01
OTROS PISCES	6.54	5.97	5.64	14.31	5.82
Larva de pez	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
Otros peces	6.53	5.97	5.64	14.31	5.82
Gobioidei + Callionymoidei ind.	0.26	0.01	0.00	0.00	0.01
Pisces indeterminados	6.27	5.96	5.64	14.31	5.82
VARIOS	0.02	0.01	0.00	0.00	0.00
ANNELIDA: Polychaeta indeterminados	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
CNIDARIA: Anthozoa indeterminados	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
TUNICATA: Salpidae	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00

Tabla 19. (Cont.) Composición de la dieta en porcentaje en volumen de los rangos de talla (cm) resultantes de la ordenación según la composición de la dieta.

	9-17	18-34	35-69	70-90	TOTAL
OTROS	0.00	0.00	0.04	0.00	0.04
BARRO O FANGO	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01
CONTAMINANTES: Plásticos	0.00	0.00	0.03	0.00	0.03
PIEDRAS	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
NO IDENTIFICADO	0.00	0.00	0.01	0.00	0.01
No. ESTÓMAGOS EXAMINADOS	3692	3418	6694	48	13843
No. ESTÓMAGOS VACÍOS	1500	1324	3049	18	5889
No. ESTÓMAGOS REGURGITADOS	511	618	1158	18	2303
REPLECIÓN MEDIA	1.09	11.39	31.61	104.85	17.43
LONGITUD MEDIA	12.93	26.45	45.28	73.81	32.13

Según se observa en la Tabla 19 y en la Figura 25, las principales diferencias entre los rangos de talla resultantes de la ordenación realizada se detectan entre el rango de tallas menor (9-17 cm) y los demás, las diferencias más claras están en el alto porcentaje de crustáceos y *G. argenteus* en el rango menor, frente al *M. poutassou* que destaca claramente como presa de las merluzas mayores.



Entre los dos rangos siguientes, 18-34 cm y 35-69 cm, la diferencia más destacable es el porcentaje de jurel, que del rango menor al mayor pasa de un 11% al 4.5%, y el aumento de la bacaladilla en el

rango 35-69 que llega a ser más del 75% de la dieta en estas tallas. Respecto al rango de tallas de las merluzas mayores de 70 cm, en él la dieta está muy repartida entre jurel, caballa y bacaladilla además de otros peces.

Tabla 20. Clasificación de las presas de la merluza por rango de talla según el método propuesto por Rosecchi & Nouaze, (1985). El rango de mayores de 70 cm se ha excluido por el reducido tamaño de muestra.

	Índice	Rango de tallas (cm)		
		9-17	18-34	35-69
Preferentes (hasta 50%)	IRI	Euphausiacea, <i>G. argenteus</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>
	MFI	<i>G. argenteus</i> , Euphausiacea, <i>L. typicus</i> , Písces indet.	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>
Secundarias (hasta 75%)	IRI	-	-	-
	MFI	<i>E. encrasicolus</i> , <i>Processa</i> spp., Natantia indet, Gobiidae indet., <i>A. glaber</i> , <i>M. merluccius</i>	<i>T. trachurus</i> , Písces indet.	Písces indet.
Accesorias	IRI	Resto	Resto	Resto
	MFI	Resto	Resto	Resto

En la Tabla 20, siguiendo la clasificación de las presas propuesta por Rosecchi & Nouaze (1985), podemos ver como el rango de 9-17 cm tiene como presas preferentes a euphausiáceos, *G. argenteus* y *L. typicus* (sólo en el índice MFI), mientras que en los dos rangos mayores *M. poutassou* es la única presa preferente. En cuanto a las presas secundarias, en el rango pequeño hay varias presas de pequeño tamaño (crustáceos y peces), en el rango de 18-34 el *T. trachurus* y los peces indeterminados son presas accesorias, y en el de 35 a 69 cm sólo los peces indeterminados son presa secundaria, todo ello teniendo en cuenta el índice MFI que es menos selectivo que el IRI.

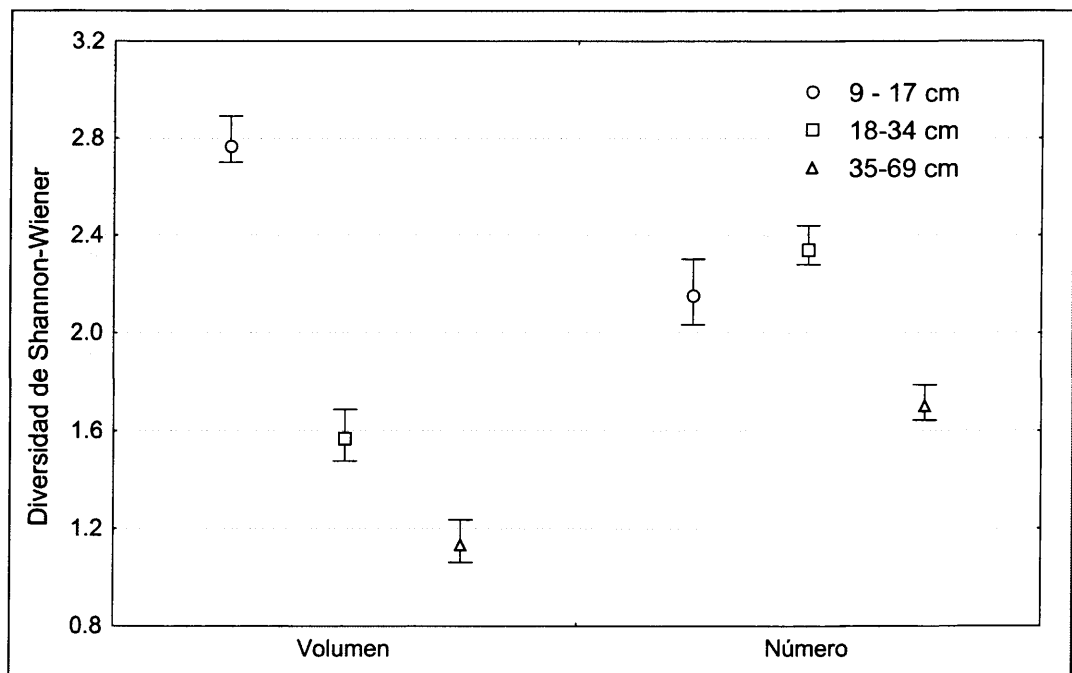


Figura 26. Índices de diversidad por rango de talla a partir de las dietas en volumen y en número. Intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap con corrección del sesgo (1 000 replicas).

La Figura 26 presenta los índices de diversidad de Shannon-Wiener para cada rango de talla. Según nuestros resultados, en los datos en volumen la diversidad descende al aumentar la talla, siendo la diversidad del rango menor más del doble que la de 18 a 34 cm. Este salto se debe en gran medida al gran porcentaje en volumen de la bacaladilla en los dos rangos mayores. Sin embargo, al utilizar la composición de la dieta en número de presas la diversidad es mayor en el rango intermedio (18-34 cm), sin que las diferencias sean significativas con respecto al rango de 9-17 cm. El rango mayor sí tiene una diversidad significativamente menor, aunque las diferencias no son tan apreciables como en el caso del volumen.

Tabla 21. Índices de solapamiento de Horn entre los rangos de talla resultantes de la ordenación según la composición de la dieta. En el triángulo inferior izquierdo se presentan los datos de dieta en volumen y en el superior derecho en número. (I.C.: intervalos de confianza al 95%, calculados mediante bootstrap con corrección del sesgo).

Rango tallas (cm)		9-17	18-34	35-69
9-17	Horn		0.54	0.20
	I.C.		0.47-0.62	0.18-0.23
18-34	Horn	0.39		0.84
	I.C.	0.33-0.46		0.80-0.88
35-69	Horn	0.28	0.95	
	I.C.	0.22-0.35	0.94-0.97	

Por último, la Tabla 21 presenta los índices de solapamiento de Horn entre los tres rangos de talla estudiados, tanto a partir de datos en número como en volumen. Si tomamos como solapamiento significativo un valor de 0.6 (Wallace, 1981) nos encontramos con que el rango de 9-17 no presenta solapamientos significativos con los mayores, aunque el intervalo de confianza en número alcanza justo este valor con el rango 18 a 34 cm. Los rangos de 18-34 cm y 35-69 cm, por su parte, sí presentan solapamientos significativos tanto en número como en volumen, encontrándose los intervalos de confianza siempre por encima del valor de 0.6.

3.2.3 Diferencias en la alimentación por sexos

3.2.3.1 Porcentaje de vacuidad

Como se observa en la Tabla 22, en general no existen diferencias significativas por sexos en cuanto a porcentaje de vacuidad, las únicas excepciones son los rangos T27 y T40 en los que las diferencias sí son significativas. Sin embargo, el hecho de que se trate de excepciones puntuales, sin un patrón determinado a lo largo de las distintas tallas, siendo unas veces mayor el porcentaje de vacíos en los machos y otras veces en las hembras, sugiere que en cuanto al porcentaje de vacuidad no se encuentran diferencias por sexo.

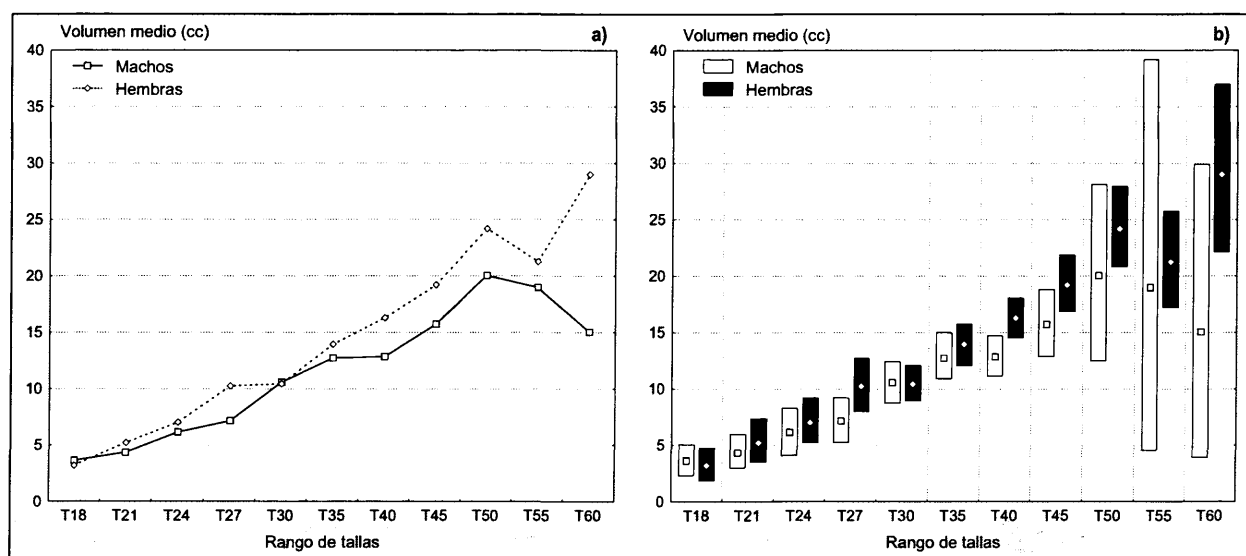
Tabla 22. Porcentajes de vacuidad por sexo y rango de talla y probabilidad de χ^2_1 para las diferencias encontradas.

Rango talla	Machos		Hembras		$p(\chi^2_1)$
	n	% Vacíos	n	% Vacíos	
T18	67	29.9%	63	30.2%	0.969
T21	222	39.2%	165	37.0%	0.657
T24	180	44.4%	194	37.6%	0.180
T27	237	43.5%	235	32.8%	0.017
T30	494	35.6%	557	36.3%	0.830
T35	646	42.0%	789	41.3%	0.809
T40	815	48.1%	1151	43.0%	0.025
T45	458	44.8%	1001	48.8%	0.157
T50	146	51.4%	716	44.0%	0.103
T55	47	57.4%	490	51.2%	0.415
T60 (*)	8	37.5%	261	43.3%	0.971
T70 (*)	2	50.0%	46	37.0%	0.709
Total	3322	43.3%	5668	43.0%	0.745

(*) Corrección de Yates aplicada al cálculo de la probabilidad de χ^2_1

3.2.3.2 Volumen estomacal y V%BW medios

Tanto en volumen estomacal como en V%BW las hembras tienen valores mayores que los machos (Figura 27.a y Figura 28.a) salvo en algunos rangos de talla pequeños. Estos resultados indican tanto una mayor cantidad de alimento, como una mayor intensidad de alimentación en las hembras. Sin embargo, en ambos índices se observa que las diferencias por sexo no son estadísticamente significativas (Figura 27.b y Figura 28.b), ya que los intervalos de confianza se superponen en todos los rangos de talla. Una diferencia entre ambos índices es que mientras que en el volumen medio las diferencias se acentúan con la talla, especialmente a partir del rango T40, en el V%BW las diferencias más importantes se dan en los rangos de talla pequeños T21 y T27, pero con unos intervalos de confianza muy amplios.



En cuanto a los intervalos de confianza de ambos índices, hay que tener en cuenta que en el rango T55 sólo hay 49 machos (13 con alimento sin regurgitar) y en el T60 9 (4 sin regurgitar), lo que hace que los intervalos de confianza en los machos sean tan grandes en estos rangos de talla, que se ofrecen sólo a título ilustrativo.

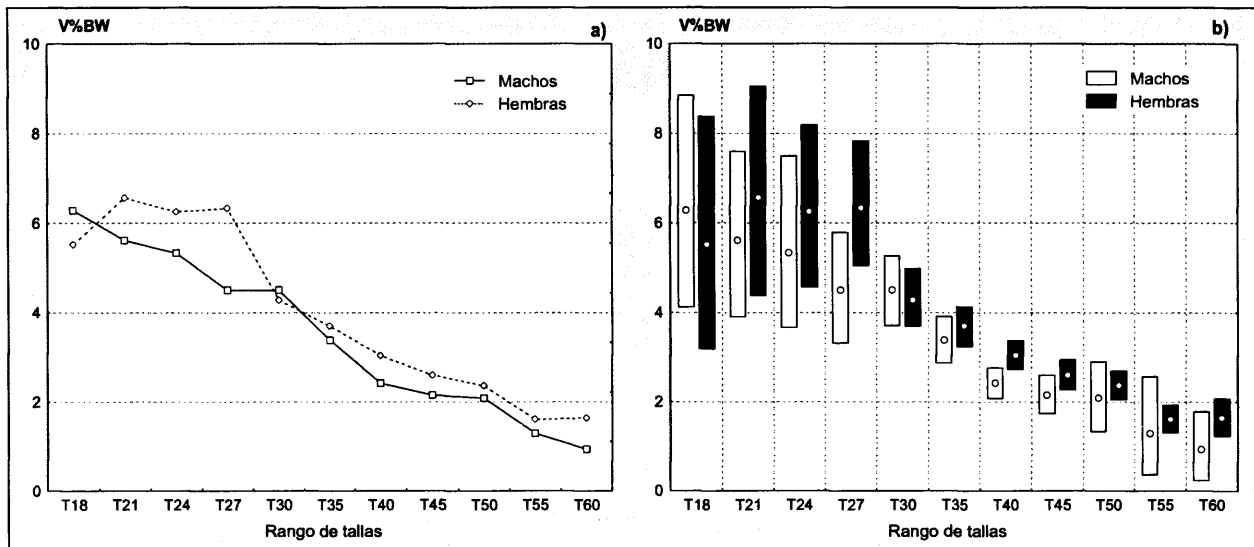


Figura 28. a) V%BW por rango de tallas y por sexo. b) Intervalos de confianza al 95% (se excluye el rango T70 por contar sólo con 2 machos).

3.2.3.3 Composición de la dieta

Como se aprecia en los resultados expuestos en la Tabla 23, el solapamiento entre las dietas de machos y hembras de merluza tiene unos valores muy altos, tanto por rangos de talla, como en el total de la distribución de tallas. El solapamiento es algo mayor en los datos en volumen que en número. En volumen es de 0.9 o mayor en prácticamente todos los rangos de talla a excepción de T18, T55 y mayores, en los que el tamaño de muestra es reducido, lo que hace que los intervalos de confianza también sean mucho mayores; así en estos rangos es probable que el bajo solapamiento se deba más al pequeño tamaño de muestra que a diferencias reales en las dietas (recordemos que para estudiar la composición de la dieta se utilizaron sólo los estómagos llenos con alimento, es decir excluidos los regurgitados). Los resultados a partir de la dieta en número son similares aunque con unos valores de solapamiento algo menores, pero aún así mayores de 0.8 en todos los rangos de talla excepto los ya citados y T24.

Los altos valores de solapamiento en la gran mayoría de los casos, hacen que se pueda concluir que no existen diferencias apreciables en la composición de la dieta de ambos sexos, especialmente si tenemos en cuenta que solapamientos por encima de 0.6 se consideran habitualmente

significativos (Wallace, 1981), y todos los intervalos de confianza con tamaño de muestra superior a 30 estómagos en ambos sexos están por encima de este valor.

Tabla 23. Número de estómagos con alimento por rango de tallas y sexo, e índices de solapamiento de Horn en volumen y en número entre ambos sexos por rango de talla, con sus respectivos intervalos de confianza. (I.C.: Intervalo de confianza.)

	N° estómagos con alimento		Datos en volumen			Datos en número		
	Machos	Hembras	Horn	I.C. inf.	I.C. sup.	Horn	I.C. inf.	I.C. sup.
T18	36	31	0.784	0.700	0.951	0.692	0.620	0.845
T21	110	72	0.892	0.830	0.966	0.832	0.773	0.903
T24	91	96	0.926	0.883	0.974	0.780	0.707	0.885
T27	114	129	0.945	0.930	0.976	0.907	0.898	0.952
T30	224	286	0.978	0.978	0.988	0.959	0.959	0.968
T35	262	363	0.961	0.947	0.981	0.920	0.909	0.946
T40	291	471	0.957	0.943	0.977	0.952	0.951	0.964
T45	164	348	0.932	0.903	0.970	0.887	0.868	0.921
T50	40	269	0.909	0.802	0.971	0.860	0.812	0.917
T55	13	151	0.518	0.315	0.906	0.811	0.677	0.928
T60	4	94	0.773	0.646	0.869	0.771	0.669	0.861
T70	1	11	0.256	0.000	0.651	0.418	0.000	0.796
Total	1350	2321	0.979	0.975	0.987	0.967	0.969	0.972

3.2.3.4 Vacuidad, volumen estomacal y V%BW medios por estados de madurez

Respecto al porcentaje de vacuidad por estados de madurez, los resultados son distintos en ambos sexos:

Los machos (Tabla 24) en reposo tienen, en general, un menor porcentaje de vacuidad que en prepuesta o puesta, con la excepción del rango T45 en el que el resultado es el inverso pero sin diferencias estadísticamente significativas. Entre los estados de prepuesta y puesta hay más estómagos vacíos en puesta, a excepción del rango T35 donde los valores son prácticamente iguales, pero las diferencias no son significativas en ningún caso ($p(\chi^2_2)$ es siempre mayor de 0.1).

Tabla 24 Porcentaje de vacuidad por rango de talla y estado de madurez en los machos y probabilidad de χ^2_1 para las diferencias encontradas. (Estado de madurez postpuesta excluido por la escasa abundancia)

Rango talla	Reposo		Prepuesta		Puesta		$p(\chi^2_2)$	yates
	n	% Vacíos	n	% Vacíos	n	% Vacíos		
T35	480	38.8	154	50.6	44	50.0	0.019	0.028
T40	360	44.7	294	49.0	164	56.7	0.039	
T45	152	46.1	161	43.5	139	45.3	0.894	
T50	41	39.0	47	48.9	60	61.7	0.076	0.121
Total	1033	41.9	656	48.2	407	52.8	0.000	

En el caso de las hembras (Tabla 25) no aparece un patrón claro, en unos rangos de talla hay más vacíos en reposo que en prepuesta y viceversa. Además, las diferencias no son estadísticamente significativas, salvo en el caso del rango T50 en el que la proporción de estómagos vacíos es mayor

en los individuos en reposo que en prepuesta, mientras que entre los que están en prepuesta el porcentaje de vacíos es en comparación con el resto muy bajo (34%).

Tabla 25 Porcentaje de vacuidad por rango de talla y estado de madurez en las hembras y probabilidad de χ^2 para las diferencias encontradas. (Estómagos de individuos en postpuesta excluidos por su escasez en la muestra)

Rango talla	Reposo		Prepuesta		Puesta(*)	p(χ^2)	yates
	N	% Vacíos	N	% Vacíos	N y %		
T40	1123	43.5	32	53.1	3 (33%)	0.277	0.365
T45	883	48.6	107	52.3	9 (33%)	0.463	
T50	489	47.9	201	33.8	14 (43%)	0.001	
T55	228	52.6	226	50.0	25 (52%)	0.575	
T60	95	48.4	140	40.7	15 (33%)	0.243	
Total	2818	46.7	706	44.1	66 (42%)	0.201	

(*) Datos en puesta no incluidos en el análisis de chi-cuadrado

Respecto a volumen estomacal medio, considerando sólo los rangos de talla por encima de la talla de primera madurez, observamos patrones distintos en ambos sexos:

En los machos hay un mayor volumen estomacal medio en los especímenes en reposo que en los que están en prepuesta o puesta (Figura 29.a), con diferencias significativas ($\alpha = 0.05$) para los dos rangos de talla menores (Figura 29.b).

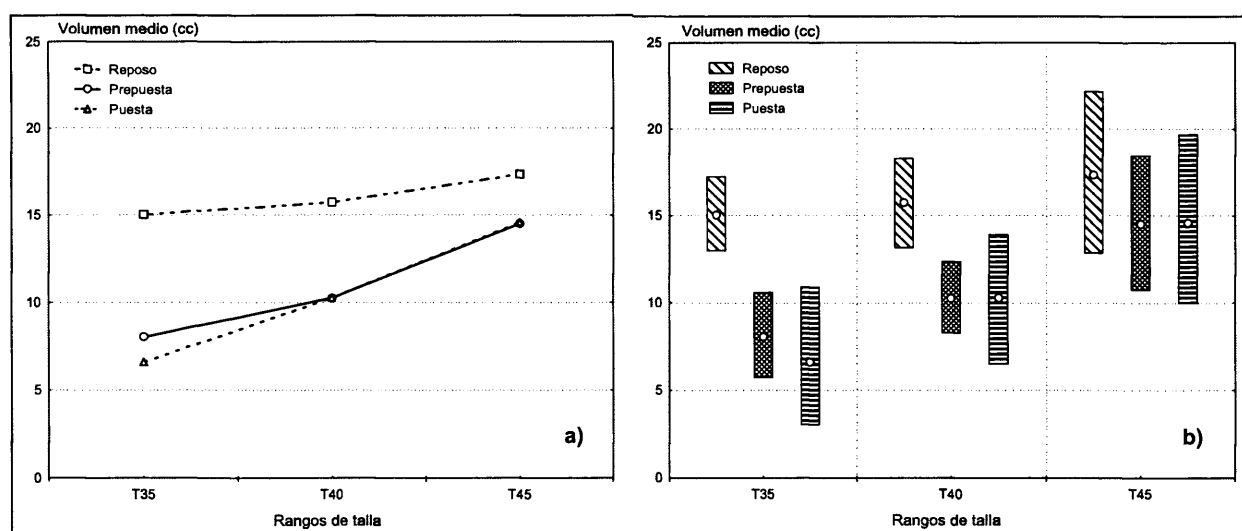


Figura 29. a) Variación del volumen medio estomacal por rango de tallas y estado de madurez en los machos. b) Intervalos de confianza al 95%.

En el caso de las hembras (Figura 30) se produce el patrón inverso, de forma que las que están en prepuesta tienen un mayor volumen estomacal medio que las que están en reposo; sin embargo las diferencias no son estadísticamente significativas, y en el rango T45 prácticamente no hay diferencias entre ambos estados de madurez. Respecto a lo que ocurre en el estado de puesta, la falta de datos (68 hembras repartidas a lo largo de toda la distribución de tallas) impide ofrecer resultados concluyentes, sin embargo a partir de los pocos estómagos disponibles su volumen

estomacal medio es menor que el de los otros dos estados de madurez a excepción de en el rango T60, en que la muestra es de sólo 15 estómagos, 3 de ellos con alimento.

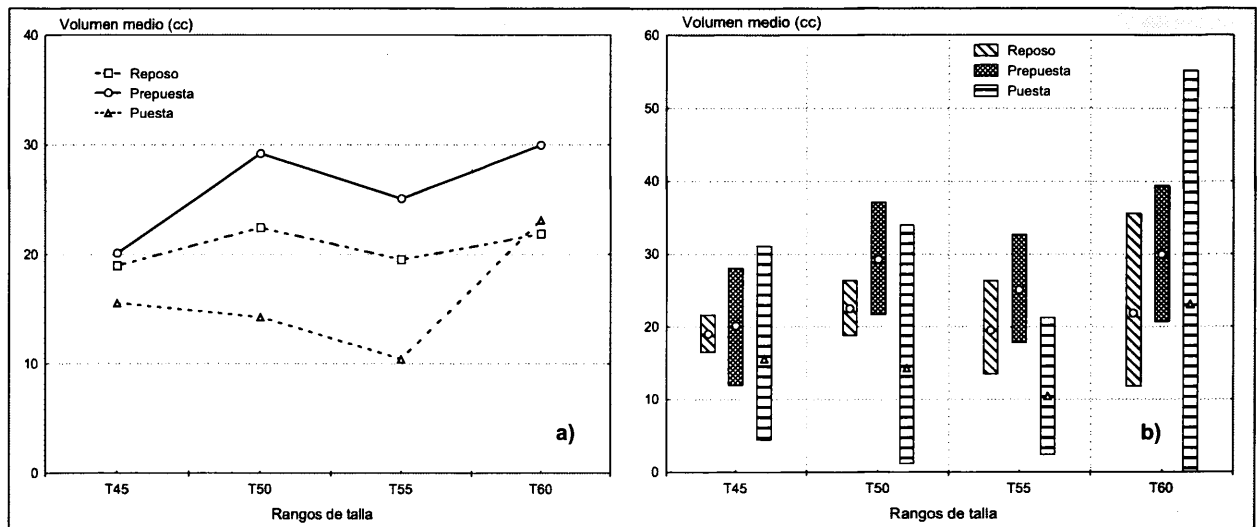


Figura 30. a) Variación del volumen medio estomacal por rango de tallas y estado de madurez en las hembras. b) Intervalos de confianza al 95%.

Prácticamente los mismos resultados obtenidos con el volumen medio se repiten en el caso del V%BW (Figura 31 y Figura 32), con los mismos patrones en machos y hembras y las mismas consideraciones a propósito de la significación estadística de las diferencias. En el caso de los machos hay una particularidad destacable: mientras que los machos en reposo reducen el V%BW con la talla, tal y como ocurre en las tendencias generales en la merluza a partir de los 27 cm (Sección 3.2.2.3), los machos en prepuesta y puesta mantienen el V%BW constante en los tres rangos de talla considerados.

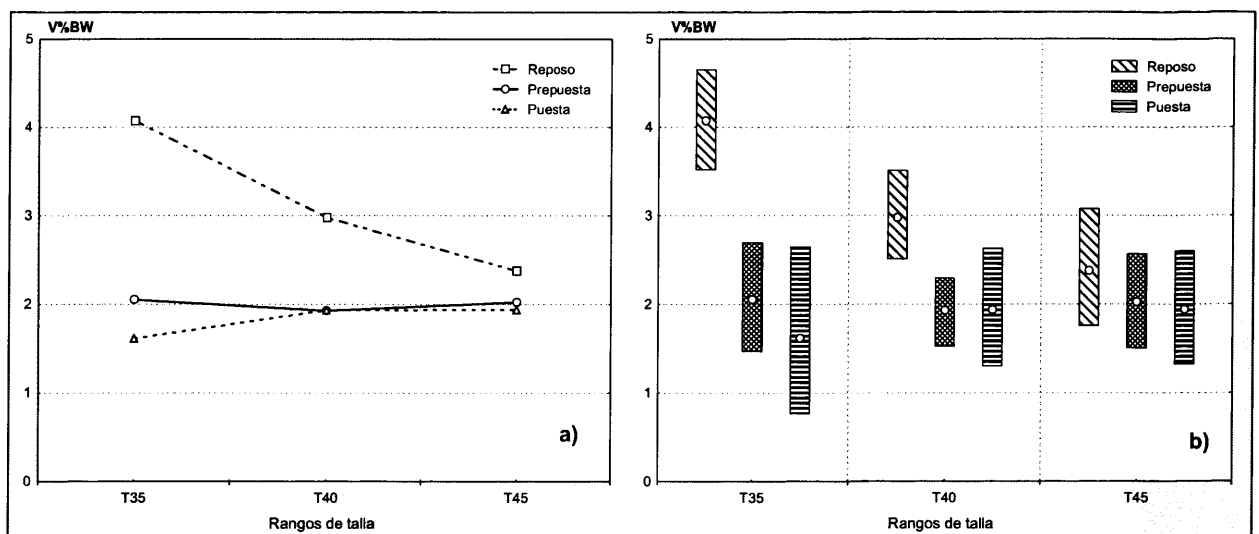


Figura 31. a) Variación del V%BW por rango de tallas y estado de madurez en los machos. b) Intervalos de confianza al 95%.

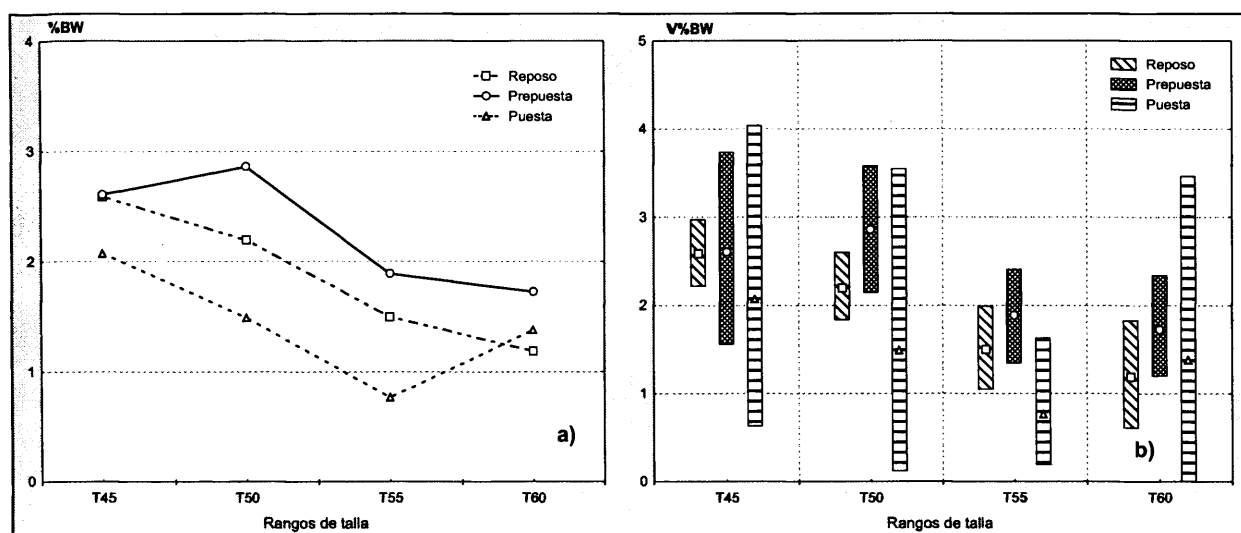


Figura 32. a) Variación del V%BW por rango de tallas y estado de madurez en las hembras. b) Intervalos de confianza al 95%.

32.4 Relación entre la talla de las presas y la del predador

Para el estudio de la relación entre la talla de la merluza y la de sus presas se utilizan todas las presas que por su estado de digestión se pudieron medir a lo largo del muestreo. Además se recalculan las tallas de los peces presa digeridos en los que se había tomado la talla del otolito. Para ello se utilizaron las relaciones talla del otolito-talla del pez expuestas en la Tabla 26 (fuentes citadas en la misma tabla). Del total de las presas se eliminaron *C. macrophthalma*, *C. conger* y *Ehiodon dentatus* (Cuvier, 1829) que por su forma alargada no son comparables con el resto en cuanto a talla (Figura 33). En el caso de los crustáceos, cuando había varios sólo se tomaba la talla máxima y mínima, por lo que se ha utilizado la media entre ambos valores.

Tbla 26. Modelos de regresión entre talla del otolito y talla del pez utilizados para calcular la talla de las presas digeridas para el estudio de la relación entre la talla de la merluza y sus presas. (Lp: talla del pez; Lot: talla del otolito).

Especie	Regresión	r ²	Autor
<i>Gaidropsarus macrophthalmus</i> ⁽¹⁾	$Lp = 3.394 \cdot Lot^{1.314}$	0.892	Pereda y Villamor (1991)
<i>Argentina sphyraena</i> ⁽¹⁾	$Lp = 2.546 \cdot Lot^{1.20022}$	0.98	Pereda y Villamor (1991)
<i>Callyonimus maculatus</i> ⁽¹⁾	$Lp = 3.6697 \cdot Lot^{1.2396}$	0.68	Pereda y Villamor (1991)
<i>Cepola macrophthalma</i> ⁽¹⁾	$Lp = 0.8805 \cdot Lot^{2.193}$	0.94	Pereda y Villamor (1991)
<i>Gadidulus argenteus</i> ⁽¹⁾	$Lp = 1.400 \cdot Lot^{1.152}$	0.953	Rodríguez-Cabello ⁽³⁾ , Com. Pers.
<i>Merluccius merluccius</i> ⁽²⁾	$Lp = 21.479 \cdot Lot^{1.07364}$	0.9989	Piñeiro & Hunt (1989)
<i>Micromesistius poutassou</i> ⁽²⁾	$Lot = 3.3351 + 0.0337 Lp$	(*)	Robles (1970)
<i>Trachurus trachurus</i> ⁽¹⁾	$Lp = -2.993 + 3.5366 Lot$	0.938	Abaunza, Com. Pers.
<i>Trisopterus luscus</i> ⁽¹⁾	$Lp = 0.813 \cdot Lot^{1.469}$	0.96	Pereda y Villamor (1991)
<i>Trisopterus minutus</i> ⁽¹⁾	$Lp = 0.519 \cdot Lot^{1.64}$	0.94	Pereda y Villamor (1991)

(*) r² no dado en la publicación original. Fue preciso recalcular esta relación para obtener la inversa, es decir tener la talla del pez como "variable dependiente".

(1) Longitud otolito en mm, longitud del pez en cm

(2) Longitud otolito en mm, longitud del pez en mm

(3) Rodríguez-Cabello, Instituto Español de Oceanografía. Santander.

En cuanto a las presas estudiadas en más detalle, se tratan por separado los crustáceos, los peces en conjunto y las principales especies de peces-presa con un tamaño muestral suficiente (a partir de 45), haciendo especial hincapié en las especies de importancia comercial.

Respecto a los modelos de regresión, en todos los casos se comprobó el ajuste de modelos lineales ($y = a + b \cdot x$), potenciales ($y = a \cdot x^b$), logarítmicos ($y = a + b \cdot \ln(x)$) y exponencial inverso ($y = e^{(a+b/x)}$), eligiéndose finalmente el que mejor ajuste proporcionaba según el valor de r^2 . (Todos los ajustes se realizaron utilizando la talla del predador más 0.5 para corregir el efecto de las mediciones al centímetro inferior).

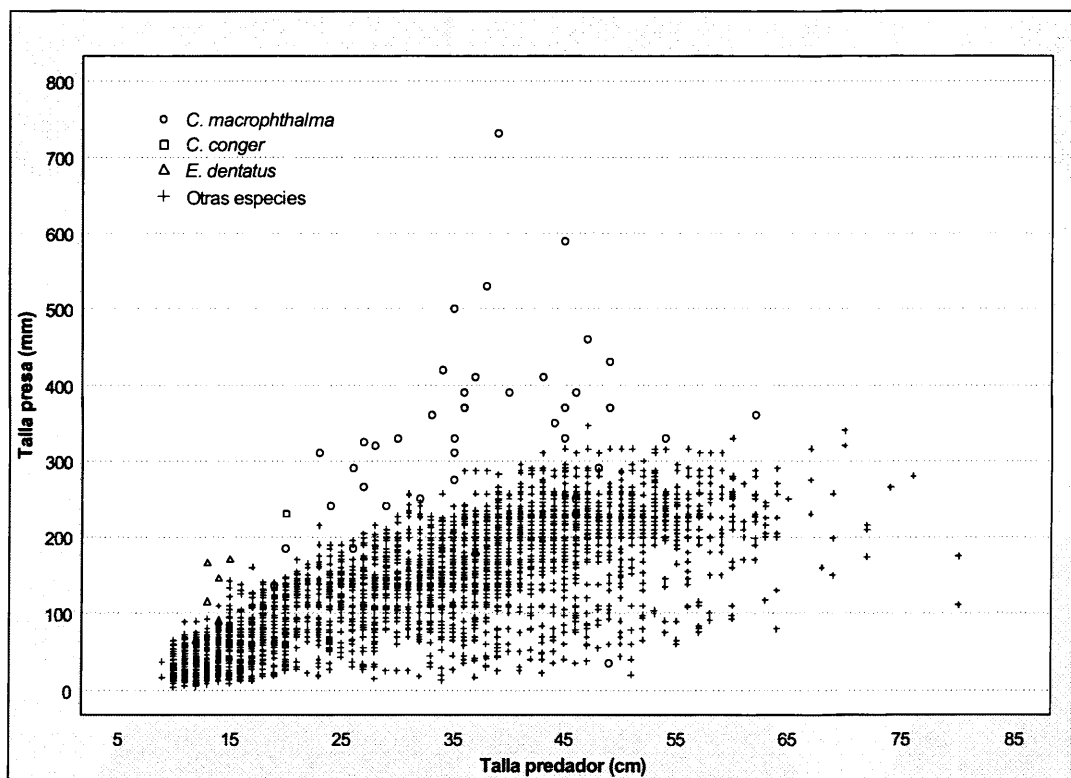


Figura 33. Distribución de las tallas de las presas respecto a las tallas del predador para todos los tipos de presa incluyendo *C. macrophthalma*, *C. conger* y *E. dentatus* por separado.

El modelo que mejor se ajusta a la relación entre la talla del predador y las del conjunto de todas las presas medidas (Figura 34) es el exponencial inverso. Este modelo se caracteriza por ser siempre mayor de cero y crecer de forma asintótica, con la asíntota definida por $y=e^a$. Además tiene un punto de inflexión en $x=-1/2$. Observando la distribución de los puntos en la figura se ve que el descenso de la pendiente del modelo se debe principalmente a la falta de presas mayores de 31-32 cm, ya que el tamaño de las presas crece de forma más o menos uniforme para los predadores entre 10 y 45 cm, pero a partir de este tamaño las presas encontradas prácticamente no sobrepasan los 32 cm salvo en cuatro casos. Para el conjunto de las presas, excluidas las alargadas, la asíntota está definida en la talla de presa 37.6 cm, y según dicho modelo no se alcanzarían presas mayores de

este tamaño. Así mismo el punto de inflexión está definido en la talla de predador 15 cm. Hay que señalar que el ajuste a los datos de este modelo y del modelo logarítmico son muy similares ($r^2 = 0.67$), ajustándose mejor el primero porque, debido a la existencia de un punto de inflexión, presenta menos residuos para la relación talla predador-talla presa en la parte inicial del modelo. Como se verá más adelante este patrón está determinado por los peces presa, que constituyen casi todas las presas de mayor tamaño además del 84% de los datos empleados, y que es a su vez el mismo patrón que se encuentra en el caso de la bacaladilla, la presa principal de la merluza, y a la que corresponden el 53% de los datos empleados.

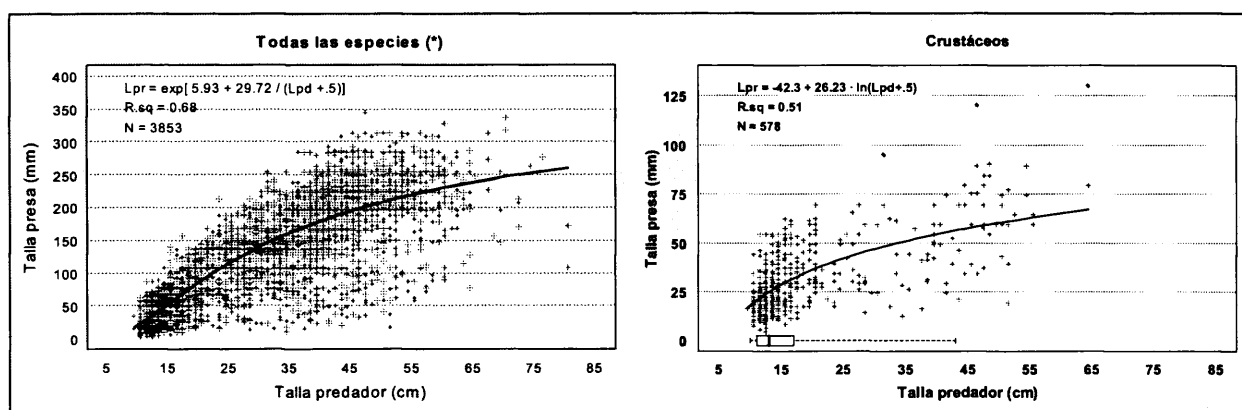


Figura 34. Regresión entre la talla del predador (L_{pd}) y la talla de la presa (L_{pr}) para todos los tipos de presa. (*) A excepción de *C. macrophthalma*, *C. conger* y *E. dentatus*; y para los crustáceos presa a excepción de los tres puntos marcados con rombos correspondientes a gambas de profundidad. (En las figuras se muestra el modelo de regresión, $R.sq$: r^2 y el número de datos utilizado). El diagrama de cajas horizontal marca la mediana y los cuantiles 0.05, 0.25, 0.75 y 0.95 de la distribución de tallas del predador en que se ha encontrado la presa correspondiente.

3.2.4.1 Crustáceos

La relación entre la talla de la merluza y la de los crustáceos-presa se muestra en la Figura 34. Al igual que en el caso del conjunto de presas (Figura 33), también en este caso se observan tres puntos que se salen del conjunto de datos; estos corresponden a los únicos crustáceos-presa mayores de 100 mm, dos gambas *P. multidentata* y un *Dichelopandalus bonnieri* (Caullery, 1896) de 92 mm, estos datos se han excluido del cálculo de la regresión estimada en la Figura 34, puesto que corresponden a valores atípicos de zonas de profundidad no comparables con el resto de datos.

El modelo que mejor se ajusta en este caso es el logarítmico, aunque el valor de r^2 es bajo (0.51), y no se observa un patrón tan claro como en el caso anterior, debido a la escasez de crustáceos presa en predadores mayores de 20 cm (en el diagrama de cajas se observa que un 50% de los estómagos que contienen crustáceos están entre 11 y 17 cm, mientras el 95% es menor de 43 cm) y la escasez de presas mayores de 70 mm.

Dado el reducido rango de tallas de la mayoría de los crustáceos presa encontrado en los estómagos de merluza, y el reducido tamaño de muestra en muchas de las presas, la Figura 35 resume la distribución de tallas de merluza en que se han encontrado los principales crustáceos presa (estos resultados se refieren al total de estómagos con cada tipo de presa, no sólo a aquellas presas que se pudieron medir). La mayoría de crustáceos aparecen en merluzas menores de 20 cm, las excepciones corresponden a crustáceos decápodos de tamaño relativamente grande como *Natantia*, braquiuros o múnidas.

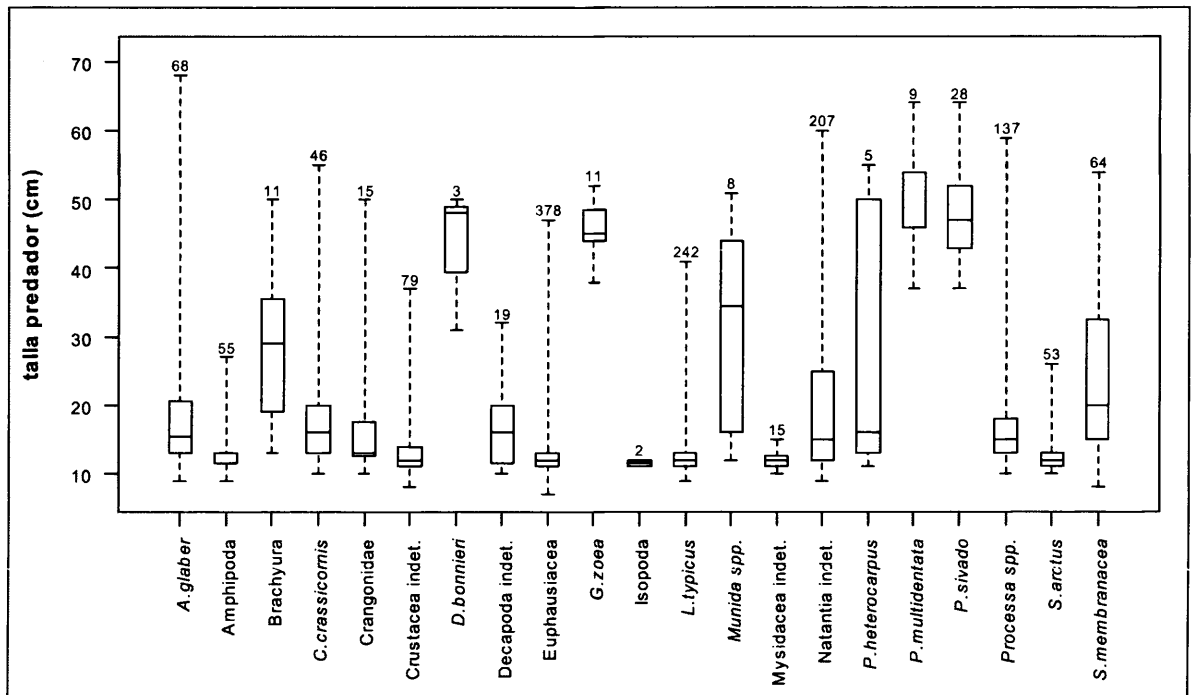


Figura 35. Diagramas de cajas de la distribución de tallas del predador en que se ha encontrado los principales crustáceos presa de la merluza, las marcas indican la mediana y los cuantiles 0.05, 0.25, 0.75 y 0.95. Encima de cada caja se muestra el número de estómagos en que aparece la presa correspondiente.

3.2.4.2 Peces

En el caso de la relación entre la talla de la merluza y la de sus peces presa (Figura 36) observamos el mismo patrón que para el total de las presas. De hecho los parámetros de ambos modelos son muy similares. En el caso de la constante (asíntota o talla máxima de las presas) los intervalos de confianza se superponen en ambos modelos: el límite inferior para todas las especies es $\exp(5.90) = 365$ mm y el superior para peces es $\exp(5.91) = 369$ mm. En el caso de la "pendiente" prácticamente se superponen (intervalo de confianza todas: -30.70 a -28.74, peces: -27.64 a -25.68).

3.2.4.3 Bacaladilla: *Micromesistius poutassou*

La relación con la talla de la bacaladilla presa (Figura 36) tiene también el mismo patrón que para el total de presas y de peces (hay que tener en cuenta que los datos de bacaladilla son un 63% del total de los peces). Sin embargo la r^2 es bastante menor que en el caso del total de presas y de peces. Lo dicho en cuanto a los límites de la relación entre la talla del predador y la de las presas en el apartado 3.2.4.1 se aplica a esta especie completamente, de hecho los límites de confianza de ambos parámetros se superponen tanto con el de todos los peces, como con el de todas las especies en el caso de la asíntota de la talla presa, siendo algo menor el corte del eje de las x con el punto de inflexión. Este punto, en este caso, se sitúa en la talla de predador 12 cm, que es una talla en la que la predación sobre la bacaladilla aún no se da, lo que hace que el modelo logarítmico (que no define una asíntota para la y) tenga un ajuste ($r^2 = 0.4519$) prácticamente igual al del modelo exponencial inverso ($r^2 = 0.4520$). Por otra parte se comprueba que los citados límites de talla superior para las presas de merluza son prácticamente los que determina el *M. poutassou*, ya que las otras presas que alcanzan tallas superiores a 30 cm a parte de la cepola, son la merluza (1 caso), la caballa (2) y el jurel (1).

3.2.4.4 Marujito: *Gadicus argenteus*

La relación entre la talla del marujito presa y la merluza (Figura 36) se ajusta a un modelo lineal muy diferente al del resto de los peces estudiados debido a que no se encuentran marujitos mayores de 13 cm. Sin embargo la merluza continúa predando sobre él hasta tallas tan grandes como los 80 cm, con un 5% de los predadores mayores de 45 cm; aunque el 50% de la muestra está concentrada en merluzas entre 13 y 20 cm que predan sobre marujitos de entre 5 y 9 cm, y todos los *G. argenteus* mayores de 10 cm aparecen en merluzas mayores de 25 cm. Estos datos indican claramente que existe una relación positiva entre la talla del predador y la de la presa, aunque la r^2 del modelo de regresión sea bastante baja (0.42).

3.2.4.5 Jurel: *Trachurus trachurus*

El jurel empieza a ser predado por la merluza desde tallas muy pequeñas, jureles de alrededor de 5 cm son predados por reclutas de merluza de menos de 15 cm, y la mayor parte de la predación (90%) se produce en merluzas de entre 18 y 57 cm que predan sobre jureles de entre 5 y 25 cm. Existe una clara relación entre la talla del predador y la de la presa, aunque según la distribución de los datos en la Figura 36, ésta es principalmente debida a un aumento de la talla

máxima que capturan, puesto que no dejan de aparecer pequeños jureles en los estómagos de merluza hasta que esta llega alrededor de los mencionados 57 cm.

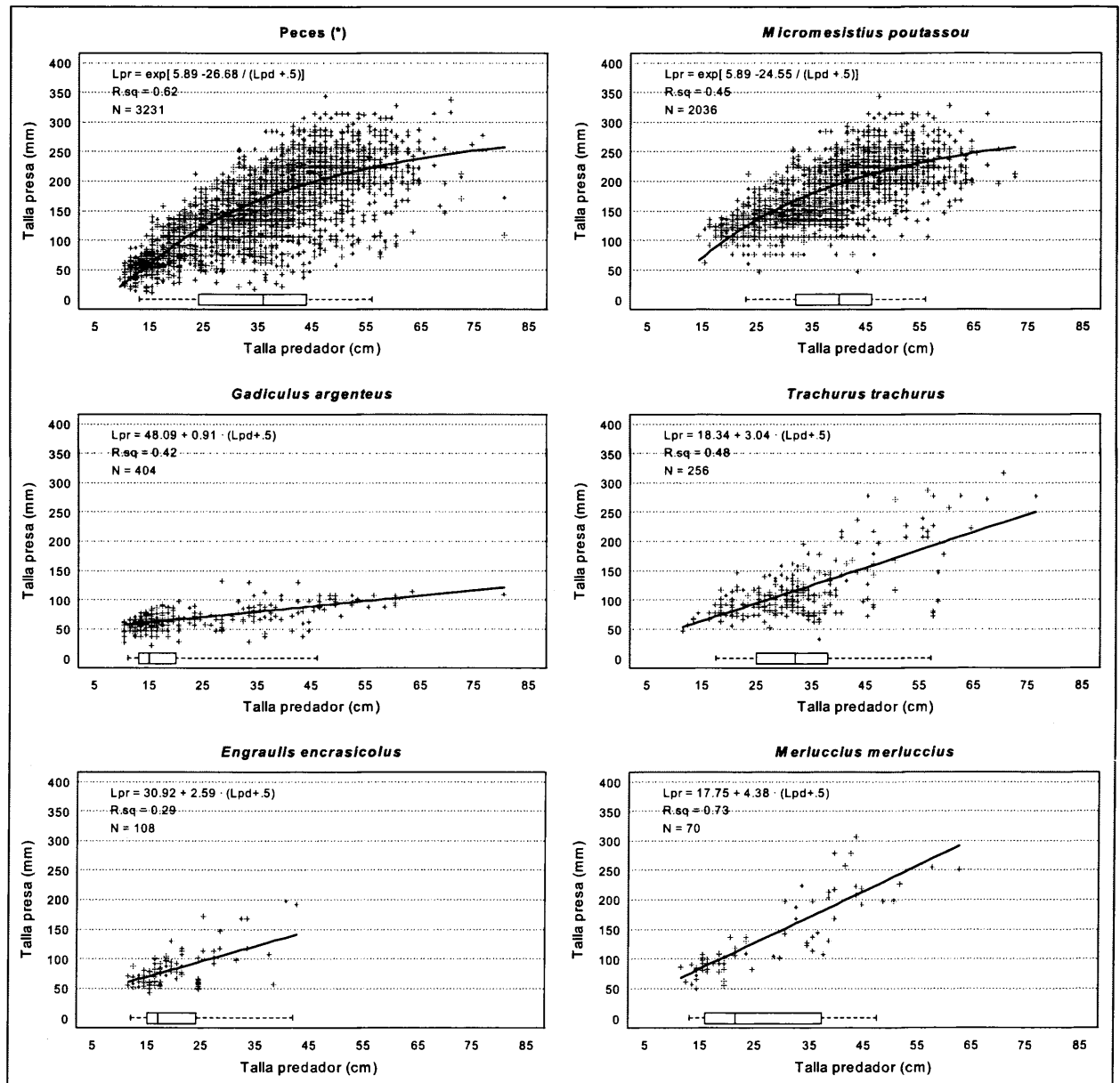


Figura 36. Regresión entre la talla del predador (Lpd) y la talla de la presa (Lpr) para el conjunto de todos los peces presa. (*) A excepción de *C. macrophthalmus*, *C. conger* y *E. dentatus*; y para los principales peces presa. Los diagramas de cajas horizontales marcan la mediana y los cuantiles 0.05, 0.25, 0.75 y 0.95 de la distribución de tallas de todos los predadores en que se ha encontrado la presa correspondiente.

3.2.4.6 Anchoa: *Engraulis encrasicolus*

Los datos obtenidos sobre la relación talla predador-talla presa entre la merluza y la anchoa (Figura 36) se limitan a merluzas menores de 45 cm debido a la escasa importancia de la anchoa como presa en las tallas mayores. Al igual que en el caso del jurel se aprecia una correlación positiva entre ambas tallas, pero más debida al aumento de la talla máxima capturada que a la desaparición de ejemplares pequeños en los estómagos. En cualquier caso, y al igual que se observa

en el caso del jurel y el marujito, la mayor parte de las anchoas se encontraron en merluzas de tamaño medio-pequeño (menores de 25 cm) que capturan anchoas menores de 15 cm, es decir reclutas y juveniles de merluza que capturan reclutas de clase 0 de anchoa, puesto que la talla media de la clase 0 de anchoa suele estar alrededor de 12-14 cm (Villamor, Com. Pers., Instituto Español de Oceanografía, Santander).

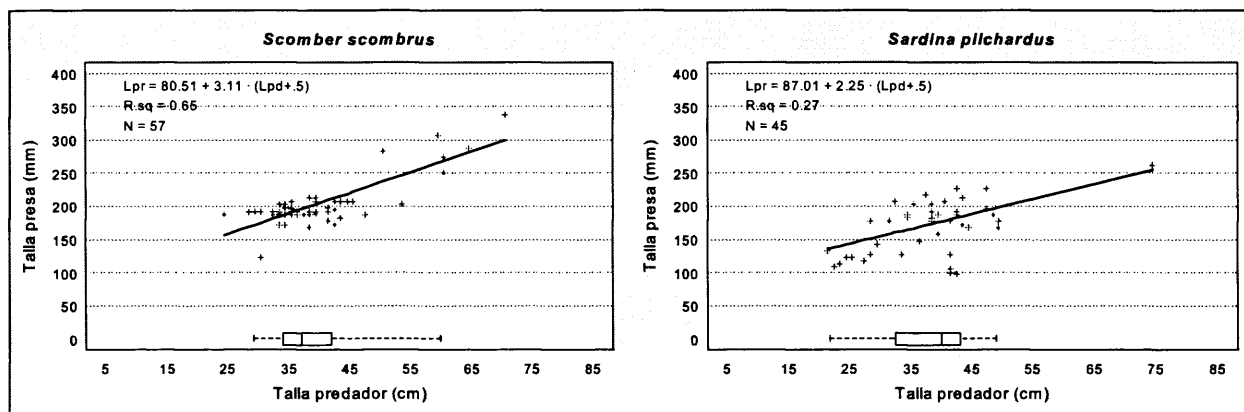


Figura 37. Regresión entre la talla del predador (Lpd) y la talla de la presa (Lpr) para *S. scombrus* y *S. pilchardus*. Los diagramas de cajas horizontales marcan la mediana y los cuantiles 0.05, 0.25, 0.75 y 0.95 de la distribución de tallas de todos los predadores en que se ha encontrado la presa correspondiente.

3.2.4.7 Merluza: *Merluccius merluccius*

La relación entre la talla de la merluza predador y la merluza presa (Figura 36) se ajusta a un modelo lineal con un valor de r^2 bastante elevado (0.73). Se observa que el canibalismo empieza a producirse entre tallas muy pequeñas, merluzas de alrededor de 15 cm que predan sobre merluzas de entre 5 y 10 cm, siendo de 31 cm el individuo mayor encontrado en un estómago. El 90% del canibalismo lo realizan merluzas entre 13 y 47 cm, aunque esta distribución está sesgada hacia las tallas menores, al ser el 50% de las merluzas que predan sobre merluza menores de 22 cm.

3.2.4.8 Caballa: *Scomber scombrus*

La relación con la caballa presa es, a la vista de los resultados obtenidos (Figura 37), distinta de todas las de las demás presas estudiadas, puesto que la gran mayoría de las caballas predadas pertenecen a un mismo grupo de tallas, entre 17 y 22 cm predadas por merluzas entre 25 y 45 cm. Las únicas excepciones corresponden a una caballa de 12.5 cm, y a algunas mayores de 25 cm que son predadas por merluzas de más de 60 cm. Estas pocas caballas grandes hacen que la r^2 del modelo de regresión sea relativamente elevada (0.66). Sin embargo, y especialmente a tallas menores de 45 cm, la merluza captura unas tallas muy determinadas de caballa alrededor de 20 cm, y el 75% de las caballas son predadas por merluzas menores de 42 cm. Esta aparente preferencia

por las caballas de un tamaño medio podría deberse al carácter más pelágico de las caballas menores y a la mayor velocidad y el porte excesivo de las caballas mayores.

3.2.4.9 Sardina: *Sardina pilchardus*

Las sardinas medidas en los estómagos de merluza están entre 10 y 26 cm y la relación entre talla del predador y talla de la presa se ajusta a un modelo lineal con una r^2 muy baja (0.27). Sin embargo en la Figura 37 se observa que este modelo está determinado en gran parte por la presencia de un único ejemplar de sardina de 26 cm predado por una merluza de 74 cm; si excluimos este punto r^2 desciende a 0.17, aunque la regresión sigue siendo significativa (ANOVA modelo: $p = 0.004$). En cualquier caso es importante señalar que, aunque la sardina aparece como presa entre las merluzas mayores de 50 cm (Figura 20), el 95% de las merluzas que capturan sardina son menores de esta talla.

3.2.4.10 Tallas máxima y mínima de las presas

Para estudiar las tallas máxima y mínima de las presas se utilizó un modelo de regresión no lineal por cuantiles. Para definir los límites de la relación entre las tallas del predador y la de sus presas se probaron dos cuantiles distintos, 0.025 y 0.01 para definir el límite inferior, y 0.975 y 0.99 para definir las tallas máximas. En ambos casos se cumple la regla aconsejada por Scharf *et al.* (1998) sobre el tamaño de muestra, ya que se dispone de 3853 datos talla predador-talla presa, y para los cuantiles 0.975 y 0.99 serían necesarios muestras de 400 y 1000 datos respectivamente.

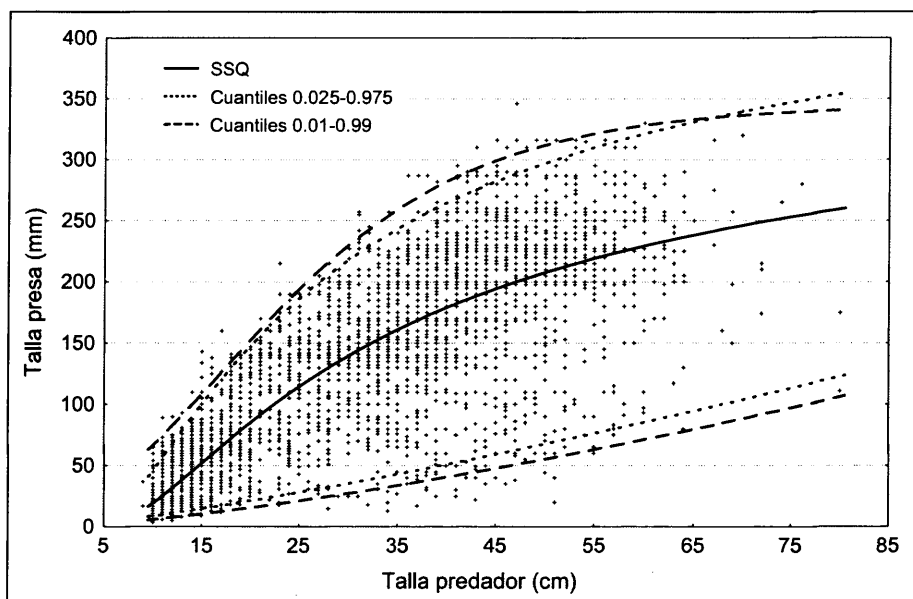


Figura 38. Relación entre la talla del predador y la talla máxima de las presas (excluidas las de forma alargada) con los modelos de regresión no lineal por cuantiles para los cuantiles, 0.01, 0.025, 0.975 y 0.99 (los modelos se muestran en la Tabla 27). También se muestra el modelo de regresión no lineal obtenido para el total de las presas (SSQ por resultar de la minimización de la suma de cuadrados, Sección 3.2.4).

Los resultados de los modelos con mejor ajuste se muestran en la Figura 38 y en la Tabla 27. Según los modelos de los cuantiles 0.025 y 0.975 la talla mínima de presa crece de una forma casi lineal, mientras que la talla máxima crece inicialmente de forma sustancial, y después este incremento de la talla máxima se reduce llegando a una asíntota teórica para presas de 47.4 cm. Sin embargo, como se observa en la Figura 38, para una talla de predador de 80 cm el modelo da un valor de talla máxima de presa de unos 35 cm, mientras que presas de 40 cm no se alcanzan hasta los 140 cm de predador, talla que no se da en la merluza europea.

Tabla 27. Modelos de regresión no lineal por cuantiles para los cuantiles 0.01, 0.025, 0.975 y 0.99: modelo ajustado, parámetros resultantes y R1. Lpr: talla de la presa, Lpd: talla del predador

Cuantil	Modelo	a	b	c	R1
0.01	$Lpr = a \times Lpd^b$	0.24	1.39	-	0.97
0.025	$Lpr = a \times Lpd^b$	0.47	1.27	-	0.92
0.975	$Lpr = \exp(a+b/Lpd)$	6.16	-23.28	-	0.94
0.99	$Lpr = a \exp(-\exp(-bx(lpd-c)))$	344.81	-0.07	17.1	0.97

Cuando en vez del cuantil 0.975 se escoge el 0.99 para definir la talla máxima, el modelo que mejor se ajusta a los datos es un modelo de Gompertz (Tabla 27) con una asíntota teórica de 34.5 cm. Sin embargo, en el caso de las tallas mínimas, al utilizar el cuantil 0.01, no se produce un cambio en el modelo ni una variación sustancial en la pendiente de la curva.

3.3 Discusión

3.3.1 Composición general de la dieta

La caracterización de la merluza como una especie fundamentalmente ictiófaga que se desprende de los resultados del presente estudio coincide con los estudios previos sobre la merluza europea, tanto en la misma zona de estudio como en otras zonas donde habita esta especie (Hickling, 1927; Larrañeta, 1970; González *et al.* 1985; Olaso, 1990; Guichet, 1995; Du Buit, 1996; Bozzano *et al.* 1997, etc.). Las presas halladas son similares a las encontradas en otros estudios en cuanto a grandes grupos taxonómicos (peces, crustáceos y moluscos con presencia muy ocasional de poliquetos, antozoos, y teliáceos), aunque con la variación esperable en cuanto a taxones de menor rango debida a las distintas áreas de estudio. La única excepción digna de mención en cuanto a grandes grupos es la ausencia en nuestros resultados de equinodermos, grupo que se ha descrito muy ocasionalmente como presa de la merluza, tanto en el Atlántico (Du Buit, 1996) como en el Mediterráneo (Larrañeta, 1970 y Bozzano *et al.* 1997). En cuanto a la presencia anecdótica de gasterópodos (*Turritellidae* y *Scaphander lignarius* Linnaeus 1758), sólo se han citado previamente las primeras, y también como presa anecdótica en los mares helenos (Caragitsou &

Tsimenidis, 1977). A este respecto hay que tener en cuenta lo ya apuntado por Hickling (1927), que advirtió que parte de estas presas ocasionales se podrían deber a la ingestión en el copo por la gran voracidad de la merluza, lo que según él podría explicar el hallazgo de equinodermos en estómagos de merluza. En el presente estudio tanto el análisis de los contenidos estomacales a bordo (lo que facilita la valoración del estado de digestión y la comparación con la captura del lance), como la utilización de la vesícula biliar para decidir sobre la posible regurgitación/vacuidad del estómago, reducen considerablemente el riesgo de tomar como presas elementos ingeridos en el copo. No obstante, estructuras duras muy evidentes como es el caso de los gasterópodos pueden inducir a error en la valoración del estado de digestión, y por lo tanto no se puede excluir totalmente que este fuera el caso.

En cuanto a la clasificación de presas preferentes, secundarias y accesorias es difícil establecer una comparación con los resultados de otros trabajos, al no ser una clasificación que se haya utilizado previamente para la merluza, y ser este un apartado general en el que es difícil tener en cuenta la variación debida a los distintos factores que influyen en la composición de la dieta. Aun así la definición de la bacaladilla como la presa preferente de la merluza en general, a parte de coincidir con los resultados de los estudios previos realizados en la zona (González *et al.* 1985; Olaso, 1990; Olaso & Rodríguez-Marín, 1995, Velasco & Olaso, 1998a), podría extenderse a otros estudios en la zona atlántica de la Península Ibérica como la costa portuguesa, donde Cabral & Murta (2002) encontraron que esta especie era la presa principal de la merluza tanto en número como en frecuencia y volumen. Sin embargo, en otras zonas como el Mediterráneo o zonas más al norte del Atlántico, parece haber una mayor variedad de peces presa. Aunque como se discutirá más ampliamente en otros apartados, en esta variedad hay que tener en cuenta un factor decisivo como es el rango de profundidades ocupado por la merluza.

3.3.2 Variación porcentaje de regurgitados

Las diferencias significativas encontradas en el porcentaje de regurgitados entre el periodo inicial del estudio, en el que no se utilizó el estado de la vesícula biliar para comprobar la posible regurgitación, y el periodo posterior, en que ya se aplicó esta técnica, indican su importancia para estimar correctamente el porcentaje de vacuidad. Sin el uso de esta técnica se tiende a infraestimar el porcentaje de regurgitados y, por lo tanto, a sobrestimar el de vacuidad e influir en la estimación de índices relacionados con el volumen estomacal que tienen en cuenta el número de estómagos vacíos, dado que en algunos casos sólo se regurgita el contenido estomacal y el estómago no

queda evaginado lo que enmascara la regurgitación. En la presente comparación de las diferencias respecto al porcentaje de vacuidad se han encontrado un 9% menos de estómagos vacíos cuando se observa la vesícula biliar para determinar los estómagos regurgitados. En cualquier caso es necesario señalar que los datos no son completamente comparables al tratarse de muestras distintas recogidas en periodos distintos, por lo que es posible que otros factores hayan influido en el resultado.

El aumento de la regurgitación con la talla ya se apuntó en Velasco & Olaso (1998a) y tal y como se indica en este trabajo podría estar relacionado con el hecho de que las presas grandes se regurgitan más a menudo que las menores (Bowen, 1983), y en el caso de la merluza existe un incremento del tamaño de presa con la talla del predador, como se ha visto en el apartado 3.2.4. Un factor que también podría contribuir a explicar el aumento de la regurgitación con la talla, es la profundidad, dado que las merluzas mayores se distribuyen a más profundidad (Pereiro y Fernández, 1983), y el cambio de presión asociado al cambio de profundidad podría influir en la regurgitación, sin embargo éste no parece ser un factor determinante, como se verá en el capítulo dedicado al estudio de las variaciones batimétricas. Este aumento también es detectado, teniendo sólo en cuenta la incidencia de estómagos evaginados sin examinar el estado de la vesícula biliar, como ha sido constatado por varios autores como Carpentieri *et al.* (2000), Bozanno *et al.* (1997), Kilongo y Mehl (1997, en *M. polli*) o Payne *et al.* (1987, en *Merluccius capensis* Castelnau, 1861 y *Merluccius paradoxus* Franca, 1960).

La situación contraria, un descenso en la incidencia de la regurgitación con la talla, ha sido encontrado en el merlán por Staniland *et al.* (2001), hecho que estos autores justifican porque la mayor musculatura del esfínter esofágico en los peces mayores les permitiría resistir la presión que fuerza la expulsión de los contenidos estomacales. Este no parece ser el caso en la merluza, en la que la mayoría de los estudios en que se ha considerado la regurgitación encuentran un aumento de ésta con la talla, hecho que como se ha comentado en parte puede deberse al gran tamaño de las presas de la merluza, ya que una sola presa de gran tamaño sería más difícil de retener que numerosas presas de menor tamaño, que además podrían ser regurgitadas sólo parcialmente, lo que resulta mucho más difícilmente detectable.

En cualquier caso es necesario tener en cuenta la gran variabilidad existente en la ocurrencia de la regurgitación y la dependencia de varios factores, como atestigua el que para diversos gádidos, y distintas especies del género *Merluccius*, se hayan citado la profundidad (Hickling, 1927; Bowman, 1986; Bromley & Kell, 1993), el estado físico (Hickling, 1927), el estrés de la captura (Bowen, 1983)

o el efecto barco y/o tipo de muestreo (Bromley & Kell, 1993; Robb *et al.* 1994). Esta gran variabilidad de factores que influyen en la regurgitación hacen muy difícil buscar algún factor de corrección o algún tipo de recolección de muestras que minimice la ocurrencia de la regurgitación o haga que su efecto sea constante, lo que hace especialmente necesario el tener en cuenta la regurgitación y utilizar formas de identificar su ocurrencia para corregir sus efectos en la estimación de todas aquellas características de la dieta relacionadas con la repleción estomacal y el porcentaje y el porcentaje de vacuidad.

3.3.3 Variación del porcentaje de vacuidad

De acuerdo con nuestros resultados existe un pequeño pero significativo aumento de la vacuidad con la talla, aumento que también ha sido detectado previamente por otros autores que han estudiado la variación de este factor con la talla en el Mediterráneo (Bozzano *et al.* 1997, Carpentieri *et al.* 2000). Sin embargo, la comparación de los porcentajes en concreto es difícil dado que en ambos trabajos los autores directamente excluyen los estómagos evaginados y no tienen en cuenta la posible regurgitación. Así mismo un aumento muy destacable del porcentaje de vacuidad (5-15 cm: 27% - 20-30 cm: 52%) se observa en los resultados de Papaconstantinou & Caragitsou (1987) en el mar Jónico, aunque en este trabajo no se contempla la posible regurgitación del alimento o la evaginación de los estómagos, con lo que es posible que en parte este alto porcentaje de vacuidad se deba a no tener en cuenta la regurgitación, que sí aumenta con la talla.

Un hecho curioso es que tanto en los resultados del presente estudio como en los dos primeros citados en el párrafo anterior, a pesar de la tendencia general a aumentar la vacuidad con la talla, se observa un ligero descenso del porcentaje de vacuidad en los individuos del rango de tallas mayores, descenso que se produce a partir de los 40 cm y de los 51 cm respectivamente, y en el rango de los mayores de 60 cm en este estudio. Sin embargo este descenso de la vacuidad en el extremo superior de la distribución de tallas estudiada, es en los tres casos pequeño y no significativo.

El aumento de la vacuidad con la talla también puede estar relacionado con el tamaño y número de las presas, ya que como se ha visto en los resultados de este capítulo, el tamaño de las presas aumenta con la talla de la merluza al tiempo que descende el número de presas por estómago; de hecho el porcentaje de vacuidad, que hasta los individuos mayores aumenta con la talla, vuelve a descender en el rango de tallas en el que aumenta el número de presas medio, aunque sólo ligera y

no significativamente. Cuando las presas son grandes y una sola presa llena el estómago del predador, éste tendría que digerirla y recuperar el apetito antes de buscar una nueva presa, mientras que presas más pequeñas que no llenaran la capacidad estomacal del predador podrían ingerirse en comidas sucesivas antes de que el estómago estuviese completamente vacío. En este sentido Turesson *et al.* (2006) utilizan modelos funcionales para evaluar los efectos de la saciación en el tamaño de las presas en peces piscívoros, y a partir de el modelo propuesto, y en función de aspectos como la diferente disponibilidad de las presas, la saciación o las tasas de éxito en la captura de las presas en función de su tamaño, obtienen resultados que favorecen tanto la selección de presas pequeñas, como medianas o grandes. Según sus conclusiones en la naturaleza debería existir una fuerte selección a favor de las presas pequeñas si estas son muy abundantes, mientras las presas muy grandes deberían desaparecer al aumentar la densidad de presas. También predicen que la proporción de estómagos vacíos debería estar correlacionada positivamente con la selección de presas grandes. Esta última conclusión coincidiría con el aumento de la vacuidad con la talla en el caso de la merluza, puesto que tanto el tamaño medio de presa como la vacuidad aumentan con la talla del predador; por el contrario no parece cumplirse la selección de presas pequeñas, puesto que el citado aumento del tamaño medio de las presas no está *a priori* acompañado de un descenso en la disponibilidad de presas pequeñas, la cual sólo se podría asociar al movimiento de la merluza hacia mayores profundidades, en las que se encuentran bacaladillas de mayor talla, pero también como se verá en el Capítulo 5 al tratar la variación batimétrica, otras presas de menor talla como *G. argenteus* o mictófidios.

Por otra parte, en estudios empíricos en laboratorio se han descrito comportamientos diversos en cuanto a recuperación del apetito después de una ingesta, que van desde mantener un nivel mínimo de contenido estomacal (Seyhan *et al.*, 1998; con merlán), hasta especies que sólo vuelven a alimentarse cuando el estómago está vacío (Gwyther & Grove, 1981; con *Limanda limanda* (Linnaeus, 1758)). Todos estos resultados apuntan la gran complejidad del proceso de selección de presas por parte de los predadores. En el caso de la merluza su rápido paso hacia la piscivoría y, en el caso del Mar Cantábrico y norte de Galicia, la dominancia de *M. poutassou* en la dieta parecen indicar una estrecha relación predador-presa con una fuerte especialización por parte de la merluza.

El hecho de que en algún gádido similar, como el merlán, se haya descrito un descenso del porcentaje de vacuidad con la talla (Robb, *et al.* 1994) podría suponer una contradicción con la hipótesis propuesta, pero hay que tener en cuenta que éste es un predador con un rango de tallas menor y el descenso más destacable del que hablan los autores se produce sobre los 6-7 cm,

manteniéndose luego relativamente constante sobre un 15% de estómagos vacíos para el resto de la distribución estudiada.

El mismo problema en cuanto a la exclusión de los regurgitados de los cálculos de vacuidad y el no usar la vesícula biliar para detectar la regurgitación se da en el caso de otros autores como Guichet (1995), que sólo trata la vacuidad total y no su variación con la talla; pero en los trabajos citados la vacuidad de toda la muestra está también en torno a un 45-50%, y es bastante mayor (61%) en las muestras de Carpentieri *et al.* (2000); con lo que a excepción de en este último caso, los porcentajes de vacuidad son similares a los obtenidos en el presente trabajo.

3.3.4 Variación volumen estomacal, número de presas y V%BW medios

El número de presas por estómago es una variable que no ha sido estudiada previamente en la merluza, con lo que es difícil establecer comparaciones; sin embargo el hecho de que la merluza adquiriera un carácter más ictiófago con la talla, junto con la importancia de presas de muy pequeño tamaño (eufausiáceos, anfípodos, isópodos, etc) en las merluzas de menor talla hace que este hecho se pueda extrapolar a grandes rasgos a la mayoría de los estudios, sin poder comparar los valores estimados en el presente trabajo.

En el caso del volumen medio otros autores han trabajado más a menudo en peso que en volumen, por lo que se hizo la conversión de los valores a peso (Tabla 13); la comparación de los valores obtenidos en este estudio con los obtenidos por Guichet (1995) parece indicar que los pesos medios estomacales en el norte del Golfo de Vizcaya son muy similares a los obtenidos en el presente trabajo hasta los 35 cm, momento a partir del cual los pesos medios en la zona norte son mayores que en la sur, aumentando las diferencias con la talla. Sin embargo, en cuanto a esta diferencia, hay que tener en cuenta que en el trabajo de Guichet se utiliza un factor de corrección de regurgitados que no sólo corrige la influencia de éstos, sino también la de los estómagos con restos, considerándolos como estómagos llenos y aumentando proporcionalmente a ellos el peso medio. Du Buit (1996) da una relación entre la talla del predador y el peso medio estomacal en gramos, esta relación da unos valores mayores que los encontrados en este estudio, variando de unas 4-5 veces mayor en los individuos más pequeños a 2-3 veces mayor en los individuos de mayor talla, estas diferencias pueden deberse, al menos en parte, a que esta autora no utiliza los estómagos vacíos para calcular la relación entre la talla del predador y el peso del contenido estomacal, con lo que los valores obtenidos son mayores que los calculados con el método empleado en este trabajo. Por todo ello se puede concluir que las diferencias encontradas en

distintas áreas, cercanas al área de estudio, por los diferentes estudios se pueden explicar en gran parte por diferencias metodológicas, más que por diferencias reales en los valores medios de contenido estomacal. Por ello es muy difícil concluir si, además de las debidas a las distintas metodologías, existen diferencias reales entre áreas.

En cuanto al V%BW, este índice es comparable en cuanto a sus tendencias y variaciones con el TFI (ver Sección 2.5.5) utilizado por Bozzano *et al.* (1997) y en Velasco & Olaso (1998a) con una muestra menos completa que en el presente trabajo. Los resultados en cuanto a variación con la talla son similares a los del primer trabajo, en el que los autores encuentran un máximo del TFI en el rango de tallas entre 14.5 cm y 24.5 cm, y un descenso para los rangos de tallas mayores con un valor medio del TFI menor que los individuos pequeños. En el presente estudio, con unos rangos de talla más detallados y en una zona distinta, los resultados son muy similares, con el máximo para los individuos entre 18 cm y 29 cm, y medias del V%BW en descenso hacia ambos extremos de la distribución de tallas.

3.3.5 Variación volumen y V%BW máximos con la talla

Un resultado insólito de este estudio es el salto del volumen estomacal máximo que se produce sobre los 22 cm. Observando la Figura 18 y la Figura 20 se ve que este cambio coincide con el rango de tallas en el que la bacaladilla pasa a ser la presa principal de la merluza, pasando de un 37% en volumen en el rango de tallas de 18 a 20 cm a un 64% en el rango de 21 cm a 24 cm. Este aumento se produce a costa del descenso del porcentaje tanto de invertebrados (crustáceos y cefalópodos) que prácticamente desaparecen de la dieta con menos de un 2% del volumen, como de otros peces más pequeños como el marujito o el jurel (el jurel predado en estos rangos de talla es de muy pequeño tamaño, ver Sección 3.2.4.5). Por lo tanto se puede concluir que hacia los 22 cm se produce un aumento en la capacidad de la merluza para preñar sobre *M. poutassou* (predación que ya comienza desde el rango de tallas inferior 18-20 cm). Este cambio ha de estar más relacionado con la capacidad de captura que con un salto repentino en la capacidad estomacal o el tamaño de boca, ya que no se observa ningún cambio fisiológico destacable en estas tallas, ni ningún salto repentino en la relación tamaño del predador-tamaño de las presas (Apartado 3.2.4, Figura 33).

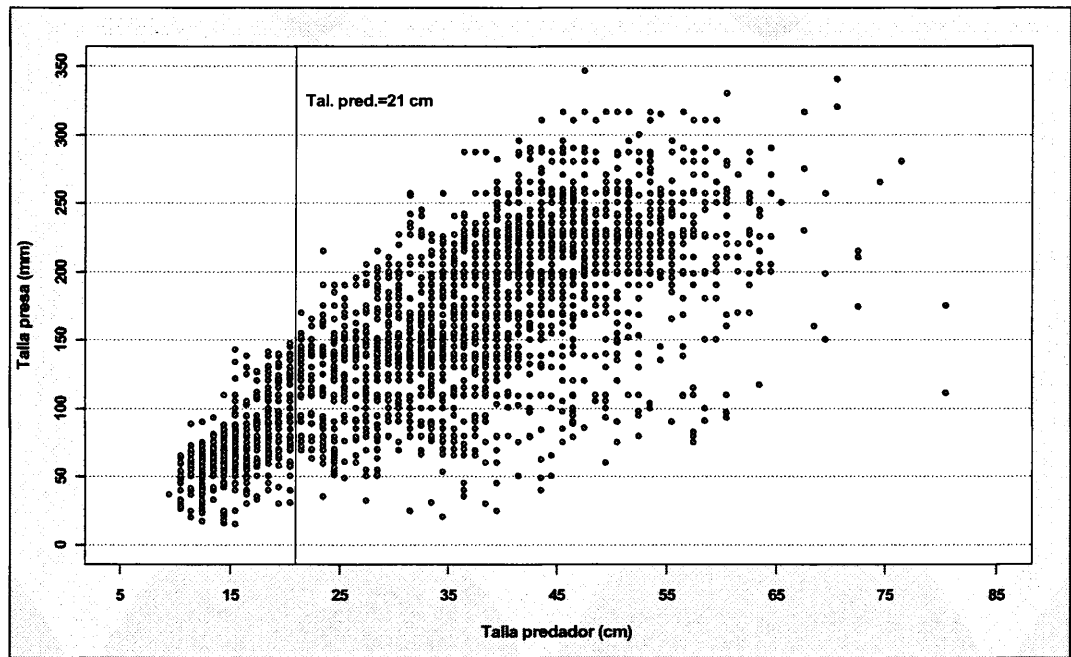


Figura 39. Relación tallas predador-tallas peces presa excluidas especies alargadas, y marcando el límite de 21 cm en el que se produce el salto del volumen estomacal máximo.

Como ocurre con algunos de los aspectos comentados anteriormente, no se han encontrado estudios previos sobre el volumen o el V%BW máximos en la merluza europea. Las comparaciones con los valores medios de contenido estomacal dados por Guichet (1995) o por Du Buit (1996) en otras zonas indican que las estimaciones obtenidas en el presente trabajo son superiores, aunque los valores medios obtenidos por estos autores fueran superiores a los pesos medios del contenido estomacal obtenido en el presente estudio para las merluzas mayores de 35 cm.

La única excepción a esta comparación es el caso de Hickling (1927), según el cual no es raro que los contenidos de la merluza pesen hasta un 25% del peso del pez entero, esta afirmación no se basa en cálculos muy detallados o en un muestreo a lo largo de toda la distribución de tallas; sin embargo, de acuerdo con los resultados del presente trabajo este valor sólo se superaría con el modelo más extremo (cuantil 0.99) para los individuos menores de 34 cm, y con el modelo más conservador (cuantil 0.95) entre 21 cm y 28 cm.

El uso de modelos de regresión por cuantiles es una alternativa viable para la estimación, no sólo en la exploración de las relaciones de tamaños máximos o mínimos de presa, sino también para la estimación de la repleción máxima, parámetro de gran importancia tanto en el estudio del consumo, como en estudios de etología.

3.3.6 Variación composición de la dieta con la talla

Según los resultados encontrados en el presente estudio, la merluza es un activo predador ictiófago desde una talla muy pequeña, concretamente desde los 12 cm los peces ya son más del 50% de la dieta en volumen, y desde los 18 cm también en número, mientras que desde los 21 cm los peces son más del 95 % de la dieta en volumen. Este carácter predominantemente ictiófago se corresponde con los resultados previos de otros autores tanto en el Atlántico (Hickling, 1927; Olaso, 1990; Guichet, 1995; Du Buit, 1997; Velasco y Olaso, 1998a; Cabral y Murta, 2002 y Rodríguez-Marín, 2002, entre otros) como en el Mediterráneo (Papaconstantinou y Caragitsou, 1987; Bozzano *et al.*, 1997; Carpentieri *et al.* 2000 y 2005). Todos estos autores (salvo aquellos que no estudian la variación con la talla) coinciden en señalar una predación predominante de peces desde antes de los 20 cm. La única excepción a este patrón de dieta son los resultados de Bergstad (1991) en la fosa de la costa sur de Noruega, zona en la cual se encontró un 43% en peso de crustáceos en la dieta de las merluzas de 28 a 39 cm, mientras que entre 10 y 18 cm llegan al 86%, en cualquier caso estos porcentajes deben considerarse con cierta cautela puesto que se basan en el análisis de unos 10 estómagos por rango de talla.

Se puede concluir por tanto que la merluza europea cambia de una dieta predominantemente crustácora a una dieta predominantemente ictiófaga, lo que implicaría un mayor nivel trófico, entre los 15 y los 20 cm; aunque pueden existir algunas excepciones de carácter local en las que el cambio sea más tardío. Este aumento en el nivel trófico se observa también en los resultados de Le Loc'h & Hily (2005), que estudiando los niveles tróficos en la merluza en el Golfo de Vizcaya a partir del contenido de isótopos de carbono y nitrógeno encuentran un incremento con la talla del nivel trófico de la merluza. Además, estos autores, utilizando análisis de clasificación jerárquica identifican tres grupos con niveles tróficos distintos (8-15 cm, 19-36 cm y 39-47 cm), grupos que son muy similares a los que se han definido en este estudio en la ordenación de los rangos de talla del apartado 3.2.2.6, la cual se discute más adelante.

Este temprano cambio en la dieta de la merluza europea contrasta con los estudios realizados en otras especies del género *Merluccius*, como *M. productus* (Livingston y Bailey, 1986; Tanasichuck *et al.*, 1991), *Merluccius gayi* (Guichenot, 1848) (Stobberup, 1992); *M. bilinearis* (Durbin *et al.*, 1983; Bowman, 1984); *M. paradoxus* y *M. capensis* (Roel & Macpherson, 1988); especies en las que en general el cambio a una dieta predominante ictiófaga se produce a tallas mucho mayores (Tabla 28). En todas estas especies los eufausiáceos y los Natantia son presas más importantes que los

peces, lo cual implica que la merluza europea realiza un cambio de dieta a una talla más temprana que otras especies del género y que al menos en parte de su distribución de tallas ha de tener un nivel trófico mayor que las otras especies citadas. Estas observaciones confirman las de Mas-Riera (1991) con respecto a la merluza europea frente a *M. capensis* y *M. paradoxus*, aunque este autor no resalta esta diferencia al concentrarse su trabajo en las diferencias en la visión entre las tres especies y su relación con la distribución batimétrica y el ciclo diario de alimentación. Las razones de esta diferencia no son fácilmente explicables, ya que este comportamiento parece ser común a todas las zonas de distribución de la merluza europea, y, como se verá más adelante, existe una importante variabilidad de peces presa, lo cual implica que este temprano paso a una dieta ictiófaga no se justifica por la explotación de un recurso muy abundante en una zona concreta, sino de un comportamiento de la especie que no se corresponde *a priori* con otras diferencias fisiológicas.

Tabla 28. Rangos de talla en los que el porcentaje de predación de peces supera el 50%, 75% y 90% en distintas especies del género *Merluccius*. (–: indica que el porcentaje correspondiente no es superado en ningún rango de tallas. Los datos que figuran en esta tabla han sido en algunos casos estimados a ojo a partir de gráficas, cuando existen numerosas profundidades o estaciones se da el rango de tallas menor en el que se alcanza el porcentaje correspondiente).

Especie	Autor	Zona	Índice	Talla 50%	Talla 75%	Talla 90%
<i>M. merluccius</i>	González <i>et al.</i> (1985)	Cantábrico y Galicia	%F %W	15–24 cm 15–24 cm	>25 cm 15–24 cm	– >25 cm
<i>M. merluccius</i>	Papaconstantinou & Caragitsou (1987)	Mar Jónico	%W	15–20 cm	15–20 cm	20–30 cm
<i>M. merluccius</i>	Olaso (1990): Primavera Otoño	Cantábrico	%V %V	20–24 cm < 15 cm	20–24 cm 15–19 cm	20–24 cm 20–24 cm
<i>M. merluccius</i>	Bergstad (1991)	Fosa noruega	%W	28–39 cm ⁽¹⁾	40–49 cm	40–49 cm
<i>M. merluccius</i>	Guichet (1995)	N. Golfo Vizcaya	%W	10–11 cm	15–19 cm	20–24 cm
<i>M. merluccius</i>	Du Buit (1996)	Mar Céltico	%W	23–27 cm ⁽²⁾	23–27 cm	23–27 cm
<i>M. merluccius</i>	Bozzano <i>et al.</i> (1997)	Mediterráneo NW	%W	9–14 cm	14–24 cm	25–39 cm
<i>M. merluccius</i>	Carpentieri <i>et al.</i> (2005)	Mar Tirreno	%IRI	16–21 cm	21–26 cm	21–26 cm
<i>M. merluccius</i>	Preciado <i>et al.</i> (2002)	Galicia Sur	%V	10–17 cm	18–34 cm	18–34 cm
<i>M. merluccius</i>	Rodríguez-Marín (2002)	Cantábrico	%V	15–19 cm	20–24 cm	20–24 cm
<i>M. merluccius</i>	Este estudio	Cantábrico y Galicia norte	%V	12–14 cm	15–17 cm	21–23 cm
<i>M. bilinearis</i>	Bowman (1984)	Atlántico NW	%W	21–25 cm	36–40 cm	41–45 cm
<i>M. bilinearis</i>	Durbin <i>et al.</i> (1983)	Atlántico NW	%W	21–30 cm	31–40 cm	41–50 cm
<i>M. capensis</i>	Assorov & Kalinina (1979)	Sudáfrica	%W	36–45 cm	36–45 cm	36–45 cm
<i>M. capensis</i>	Roel & Macpherson (1988)	Namibia	%F	50–59 cm	70–79 cm	–
<i>M. gayi</i> (hembras)	Stobberup (1992)	Chile centro	%W	23–30 cm	48–51 cm	>56 cm
<i>M. gayi</i> (machos)	Stobberup (1992)	Chile centro	%W	–	–	–
<i>M. paradoxus</i>	Roel & Macpherson (1988)	Namibia	%F	40–49 cm	60–69 cm	70–79 cm
<i>M. polli</i>	Kilongo & Mehl (1997)	Angola	%W	10–19 cm	10–19 cm	30–39 cm
<i>M. productus</i>	Tanasichuk <i>et al.</i> (1991)	Pacífico NE	%F	–	–	–
<i>M. productus</i>	Livingston & Bailey (1985)	Pacífico NE	%W	45–55 cm	>55 cm	>55 cm

(1) El rango entre 19–27 cm no tiene individuos suficientes para ser estudiado, los menores de 18 cm presentan un 14% de teleósteos.

(2) No estudia rangos de talla menores

Por otra parte algunos trabajos apuntan un mayor crecimiento relacionado con la dieta ictiófaga, factor que explicaría el que se produzca este cambio temprano en especies como la anjova

(*Pomatomus saltatrix* (Linnaeus, 1766)) por la ventaja que supone crecer más rápidamente y así aprovechar el recurso que suponen especies reclutadas aproximadamente al mismo tiempo pero que crecen más lentamente (Juanes & Conover, 1994 y 1995; y posterior revisión de la ocurrencia de este fenómeno en otras especies en Mittelbach & Persson, 1998). En el presente caso es difícil establecer comparaciones con las citas mencionadas al tratarse de especies distintas en zonas muy distintas (distintas temperaturas y distintas disponibilidades de presas) y con tasas de crecimiento también diferentes. Sin embargo, una explicación similar se podría aplicar si suponemos que este temprano cambio permite a la merluza europea un crecimiento más rápido que otras especies de su entorno, el problema es que no se observa una presa clara que permita fundamentar esta explicación (con el crecimiento rápido de la merluza se podría argumentar que este cambio de dieta de la merluza le permite una rápida explotación de la bacaladilla, esto justificaría esos cambios en el Cantábrico, pero no en otras zonas). Esta migración además separaría los distintos rangos de tallas (y edades) lo que podría actuar como una adaptación para reducir la competencia intraespecífica (Mittelbach, 1981) y el canibalismo, al tiempo que al estar los juveniles más cercanos al fondo reducen el riesgo de ser predados por otras especies (Sánchez, 1993).

También hay que señalar que esta dieta ictiófaga en tallas pequeñas no es exclusiva de la merluza europea; así *M. polli*, como se puede ver en la Tabla 28, presenta un importante porcentaje en peso (%W) de peces desde tallas muy pequeñas, llegando a un 90% de peces desde los 20 cm en la estación fría (en que el número de estómagos en el rango inferior es demasiado pequeño para tenerlo en cuenta) y desde los 30 cm en la cálida. Sin embargo esta especie reduce la importancia de los peces a tallas mayores, sustituyéndolos por cefalópodos y Natantias a partir del rango de tallas de 40-49 cm y los mayores, en los que el porcentaje de peces cae hasta el 20% o el 50% según la estación (Kilongo & Mehl, 1997). Por otra parte algunas de las especies citadas tienen una dieta muy variable con la estación y las zonas (trabajos citados), lo que hace que el tardío cambio a la ictiofagia no sea una constante en todas ellas.

Un estudio más en detalle revela una gradación más sutil en los cambios de la dieta, tanto en cuanto al paso a la piscivoría, como dentro de lo que podríamos llamar las fases crustácivora e ictiófaga, tal y como se ha puesto de manifiesto en la descripción de la sección 3.2.2.5, y como se refleja en la clasificación de los rangos de talla en función de su dieta (sección 3.2.2.6). Así podríamos describir un patrón general como sigue:

- Entre los 9 y los 18 cm caracterizada por la predación preferente sobre crustáceos (eufausiáceos y *L. typicus*) y pequeños peces entre los que destaca el *G. argenteus*, y una

mayor amplitud de dieta. Es además la dieta con más componentes bentónicos, ya que muchos de los peces de pequeño tamaño sobre los que predica la merluza, sólo en este intervalo, son de carácter bentónico (góbidos y calionimidos, *E. dentatus*, *Gaidropsarus macrophthalmus*, Günther 1897), junto con algunos moluscos (sepiólidos y sepidos, además de las únicas apariciones de pequeños pulpos y turritelas) y numerosos pequeños crustáceos. A lo largo del estudio de la alimentación de la merluza se ha relacionado este cambio de dieta con el paso de edad 0 a edad 1, sin embargo el modelo de crecimiento más reciente (Piñeiro & Saínza, 2003) comentado en el apartado 1.2.3, en que la edad 1 tendría una talla media de 22 cm, indican que el cambio se produce antes, hecho que sería todavía más destacable si se confirman los recientes resultados a partir de marcado que indican un crecimiento aún más rápido (de Pontual et al., 2003 y 2004).

- **Entre los 18 y los 35 cm** se produce reemplazo de los peces pequeños por otros de mayor tamaño y carácter más pelágico o semipelágico, principalmente la *M. poutassou*, pero también *T. trachurus*. Este reemplazo se produce principalmente entre los 18 cm y los 24 cm, aunque luego continúa de forma más gradual hasta los 35-40 cm en los que la preponderancia de la bacaladilla es más destacable. En este rango de tallas también tienen cierta importancia algunos crustáceos decápodos, principalmente Natantia, pero de mayor tamaño que en el rango anterior.
- **Entre 35 y 55-60 cm** la presa principal es claramente *M. poutassou* junto con otros peces de tamaño similar como *T. trachurus* o *S. scombrus*. Esta especialización se refleja en una menor amplitud de la dieta. Los escasos crustáceos que aparecen en este rango de tallas son también algunos Natantia, pero reflejan la distribución batimétrica de este rango de tallas, que suele ser más profunda que la de los individuos de menor tamaño (Pereiro y Fernández, 1983; Sánchez, 1993), ya que entre ellos son más características las especies del género *Pasiphaea* que en el Cantábrico aparecen principalmente a partir de 350-400 m (Olaso, 1990).
- Por último tendríamos una fase menos definida a partir de los 55 cm en la que *M. poutassou* se complementa con otras presas, como se ve reflejado en el aumento del número medio de presas; hecho que, como se discutirá en el apartado de relación talla predador-presa, estaría relacionado con que llega un momento en que la merluza no encuentra presas disponibles y adecuadas de mayor tamaño, con lo que se ve forzada a capturar más de una presa para completar su ración.

Esta visión general de la dieta también se ve reflejada en general en otros estudios sobre la merluza, aunque se producen cambios en las presas según la zona geográfica. El descenso gradual de los crustáceos de pequeño tamaño se describe tanto en González *et al.* (1985) y Rodríguez-Marín (2002) en la zona de estudio, como en Guichet (1995) y Larrañeta (1970), Papaconstantinou y Caragitsou (1987), Bozzano *et al.* (1997) o Carpentieri *et al.* (2005), el primero en el norte del Golfo de Vizcaya y los demás en distintas zonas del Mediterráneo. La aparición de peces de pequeño tamaño en la dieta se observa también en otros estudios con las mencionadas diferencias de especies. Así en la zona norte del Golfo de Vizcaya (Guichet, 1995) hay una importante predación sobre el góbido *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) y el marujito entre los 10 y los 12 cm; aquél es inmediatamente reemplazado por la faneca menor y la anchoa, además del marujito que ya va disminuyendo en importancia. La anchoa es una de las presas fundamentales entre los 15 y los 35-40 cm, cuando la bacaladilla y el jurel pasan a ser presas más importantes, aunque a partir de los 50 cm la presa principal es el jurel.

Este aumento de la anchoa, junto con el descenso de los góbidos, los crustáceos y la faneca menor en la dieta también marcaría el ya comentado paso a una dieta más pelágica, habiendo señalado ya Rodríguez-Marín (2002) el carácter más bentónico de las presas de la merluza de pequeño tamaño. En general en la zona norte las especies del género *Trisopterus* (*T. minutus* y *Trisopterus esmarkii* (Nilsson, 1855)) tienen un importante papel como peces pequeños de transición, ya que este hecho se observa tanto en el citado trabajo como en los resultados de Hickling (1927), Bergstad (1991) y Du Buit (1996). La importancia de la bacaladilla es también destacable en todas estas zonas, sin embargo parece haber una gran variabilidad batimétrica.

En el caso de la merluza en el Mediterráneo, Bozzano *et al.* (1997) encuentran patrones similares, con misidáceos, eufausiáceos, y pequeños crangónidos junto con góbidos entre los individuos más pequeños (<14 cm), y una mayor importancia de los anfípodos. En las tallas mayores van cobrando más importancia los peces y los crustáceos decápodos, y estos, en contraste con lo que ocurre en el Cantábrico, siguen manteniendo una cierta importancia en número y frecuencia en las tallas mayores. Esto, unido a la predación sobre *C. macrophthalma* y góbidos, que todavía se detecta claramente en el rango de tallas de mayores de 40 cm, parece indicar que en el Mediterráneo la merluza conservaría un carácter menos ictiófago y pelágico que en el caso del Atlántico, aunque también es posible que las merluzas grandes capturen tanto *C. macrophthalma* como las gambas durante la noche, en que estas especies suben en la columna de agua. Un patrón similar fue descrito por Papaconstantinou & Caragitsou (1987) en el mar Jónico, aunque estos autores sólo

examinaron merluzas de hasta 30 cm, con lo que la última fase dedicada en otros estudios principalmente a la predación sobre peces de tamaño medio-grande no fue abarcada.

Carpentieri *et al.* (2005), estudiando la dieta de la merluza en el Mediterráneo central con una metodología de clasificación jerárquica y análisis de MDS muy similar a la aplicada en este estudio encuentran cuatro grupos de rangos de talla, uno (5-10.9 cm) que está comprendido fundamentalmente por individuos menores que los estudiados en el presente trabajo y que se alimentan fundamentalmente de eufausiáceos y misidáceos, otro de 11 a 15.9 cm en el que además de eufausiáceos los crustáceos decápodos empiezan a formar parte de la dieta de la merluza, junto con algunos peces que ya son el 35% (IRI) de la dieta. El siguiente grupo engloba a los predadores entre 16 y 35.9 cm con un 91% (IRI) de peces presa en la dieta y un incremento progresivo de su importancia a lo largo de esta distribución de tallas, en este grupo el pez presa dominante son los clupeiformes. Por último el grupo de los mayores de 36 cm engloba a predadores casi totalmente ictiófagos, en los que la presas más destacables pasan de ser los clupeiformes a la *Spicara maena* (Linnaeus, 1758) y el *Centracanthus cirrus* (Rafinesque, 1810). Esta clasificación es prácticamente idéntica a la obtenida en el presente trabajo, con las lógicas diferencias en cuanto a las especies por la diferente zona de estudio, y las pequeñas diferencias en los rangos que pueden explicarse por los diferentes cortes entre los grupos iniciales.

Hickling (1927) define la dieta de la merluza como independiente del fondo, relacionándolo con su indiferencia respecto al tipo de fondo en el que habita. Esta conclusión posiblemente está relacionada con que este autor sólo estudió la dieta de las merluzas medianas o grandes, en la que la mayoría de las presas citadas por este autor son de carácter pelágico o semipelágico; sin embargo también cita algunas especies claramente bentónicas como peces planos (gallos y coreano, *Glyptocephalus cynoglossus* (Linnaeus, 1758)), tríglicos o la cigala, pero siempre como presas accesorias. Este hecho, sin embargo, no contradice el que los individuos pequeños tienen una dieta más dependiente del fondo, descendiendo la importancia de las especies bentónicas con la ontogenia.

El momento del paso a una dieta más pelágica e ictiófaga estaría relacionado con varios factores: (i) las ya señaladas ventajas bioenergéticas de la ictiofagia; (ii) con el crecimiento la merluza aumenta su agudeza visual y la sensibilidad escotópica (Mas-Riera, 1991), lo que le permitiría, como ya sugirieron Bozzano *et al.* (1997), capturar presas más móviles; (iii) el crecimiento en talla permitiría además a la merluza una mayor capacidad y velocidad natatoria y un mayor tamaño de boca, facultándole también para capturar mayores presas con mayor movilidad; (iv) por último

hay que señalar un aspecto negativo del cambio a una dieta más pelágica, el que conlleva un mayor riesgo de ser predado al alejarse del fondo que actuaría como refugio (Lima & Dill, 1990).

Un posible indicio de la adaptación de la merluza para realizar este cambio a talla muy pequeña es la existencia de un área ventral especializada en la retina de la merluza (Bozzano y Catalán 2002) que desaparece a los 12 cm de talla, lo que podría estar relacionado con este progresivo abandono de las presas bentónicas y el cambio a una alimentación más pelágica como comentan estas autoras en su trabajo.

La importancia del canibalismo en la dieta de la merluza en el Cantábrico, al menos por los resultados del presente estudio, no parece ser tan destacable como más al norte o en algunos estudios en el Mediterráneo (Cartes et al., 2004 y Carpentieri et al., 2005) o en otras especies del género. Sin embargo en algunas épocas del año, en ciertos rangos de talla y zonas concretas tiene una importancia más destacable de lo que se observa al analizar solamente la variación con la talla (ver Capítulos IV y V), algo en lo que también coincide el primer estudio de los citados, en el que el canibalismo llega a un porcentaje del 40% en peso a ciertas profundidades, pero es inexistente a otras, y se argumenta también que este valor tan alto se puede deber a la época del estudio realizado en primavera, cuando es mayor la abundancia de reclutas. Por otra parte hay que tener en cuenta que en la zona atlántica la principal referencia a un canibalismo destacable proviene de Hickling (1927), en cuyos resultados éste representa el 21% en peso de la dieta de la merluza mediana y grande. Sin embargo estos resultados tampoco concuerdan con estudios más recientes en la misma zona como el de Guichet (1995), en que el canibalismo sólo representa el 6% en peso para el conjunto de todas las tallas, con valor máximo de 18% en merluzas de 70-79 cm a partir de 21 estómagos analizados; o el de Du Buit (1996), con sólo un 2% en peso en una de las tres zonas estudiadas y 0% en el resto de zonas. Guichet (1995) señala que la razón de esta reducida importancia puede ser la escasez de merluzas de tamaño medio o grande en las zonas de reclutamiento.

Estos resultados aparentemente contradictorios en cuanto a la importancia del canibalismo en la merluza europea también pueden deberse a la reducción de la abundancia de esta especie por la pesca (ver sección 1.2.5), la cual habría hecho que se reduzcan zonas de coexistencia de especímenes de distinto tamaño en las mismas zonas, haciendo descender la incidencia del canibalismo. Algunos estudios (Smith & Reay, 1991) han establecido una relación denso-dependiente de la incidencia del canibalismo, así éste aumenta cuando las densidades de reclutas son mayores, y se ha propuesto que este mecanismo podría actuar como factor de regulación de la

abundancia de reclutas. Si este fuese el caso en la merluza, es posible que la incidencia del canibalismo haya descendido con la explotación de esta especie, que habría reducido la abundancia tanto de adultos como de reclutas, disminuyendo sus áreas de distribución y coincidencia; disminución que podría explicar la alta incidencia del canibalismo en el estudio de Hickling comparada con los estudios más recientes, realizados todos ellos en el último cuarto del siglo XX en que las poblaciones están en un estado de explotación mucho más avanzado (ICES, 2002).

También existen trabajos que han demostrado que el canibalismo no siempre es un fenómeno densodependiente. De hecho, Macpherson & Gordoia (1994) demostraron que esta relación no existía en el caso de la merluza del cabo (*M. capensis*) por su tendencia a formar agregaciones en las que conviven individuos de distintas tallas, agregaciones que favorecen el canibalismo aunque la densidad sea limitada.

3.3.7 Diferencias alimentación por sexos

Existen varios estudios que han encontrado, en especies del género *Merluccius*, importantes diferencias entre sexos en la alimentación, diferencias que incluyen tanto la intensidad de alimentación, como la composición de la dieta. Así Bowman (1984), estudiando la dieta de *M. bilinearis*, encuentra diferencias por sexos tanto cualitativas como cuantitativas, ya que el porcentaje de crustáceos es mayor en los machos, mientras que en las hembras aparecen más peces y cefalópodos. Las diferencias en el contenido estomacal también son importantes, dado que el contenido estomacal medio en las hembras es aproximadamente un 1.5 mayor que de los machos. Roel & Macpherson (1988) encuentran asimismo diferencias por sexos en el tipo de alimentación en *M. capensis*, ya que las hembras son más ictiófagas que los machos, pero no hay diferencias en el porcentaje de estómagos vacíos o en la intensidad de alimentación, según estos mismos autores la diferencias en *M. paradoxus* son menores. Stobberup (1992) encuentra también diferencias en el contenido estomacal medio en *M. gayi*, siendo éste significativamente mayor en las hembras, y una mayor predación de peces, que son el 54% en peso para las hembras y el 14% en los machos.

Nuestros resultados parecen indicar una mayor intensidad de alimentación en las hembras que en los machos, aunque las diferencias no son tan considerables como en los estudios citados, y según la metodología utilizada no pueden considerarse concluyentes. Por otra parte, el que las diferencias indiquen de forma consistente un mayor volumen medio en las hembras y el que estas diferencias se acentúen a partir de los 40 cm, siendo la talla de primera madurez (L_{50}) en los machos de

merluza de 37.9 cm y de 45 cm en las hembras, induce a pensar que estas diferencias existen, y que se explicarían tanto por la mayor tasa de crecimiento de las hembras (diferencia que se aprecia, según el modelo de crecimiento de Piñeiro & Saínza (2003) a partir de aproximadamente esta talla, ver Figura), como por el diferente coste energético de la reproducción en ambos sexos. Estas mismas hipótesis ya fueron propuestas por Hickling (1927) para explicar estas diferencias, que también son patentes en sus resultados. Por el contrario una mayor intensidad de alimentación en los machos, fue encontrada por Bozzano *et al.* (1997) estudiando la variación del TFI con el sexo, aunque las diferencias en cuanto al sexo no son significativas.

Sin embargo no parecen existir diferencias destacables en cuanto a la composición de la dieta, tal y como ya indicaron González *et al.* (1985), hecho que no sorprende dado que la dieta en los individuos adultos está compuesta predominantemente por la bacaladilla, y esto se refleja tanto en los machos como en las hembras.

3.3.8 Diferencias según la madurez

Tanto Hickling (1927) en *M. merluccius*, como Bowman (1984) en *M. bilinearis*, encuentran que los estómagos en puesta contienen menos alimento que los que están en otros estados, mientras los peces en estados de prepuesta y postpuesta son los que presentan un mayor contenido estomacal medio. Estos resultados coinciden con los obtenidos en nuestro caso, aunque la escasa información sobre individuos en postpuesta no permite establecer conclusiones sobre la recuperación del apetito tras la puesta, que según Hickling, basándose en la rapidez con que la merluza desaparece de las áreas de puesta, es muy rápida. Un hecho que parece indicar que merluza tiene una mayor intensidad de alimentación después de la puesta es que, como se verá en el estudio de la variación estacional y el consumo (Capítulos IV y VI), es en el segundo trimestre en el que tiene una mayor intensidad de alimentación, justo después de la época de puesta en la zona de estudio.

Un resultado a destacar es el que las hembras con mayor volumen estomacal y mayor V%BW medios son las que están en prepuesta, especialmente en el caso de las mayores de 50 cm. Una posible explicación es que al ser la merluza un ponedor parcial con puestas sucesivas (Pérez y Pereiro, 1985; Murua *et al.*, 1996), podría ocurrir que entre puesta y puesta las hembras se alimenten más activamente.

Una cuestión planteada por Hickling (1927) es si el descenso en la intensidad de alimentación en los individuos en puesta se debe al efecto mecánico de la reducción de espacio disponible para el

estómago por la presencia de las gónadas en puesta, o si además hay algún otro factor biológico que inhibe la alimentación. No se dispone de información respecto a posibles factores inhibidores, pero sí se ha observado una mayor incidencia de la regurgitación en las hembras en prepuesta (37%, $n=380$) y puesta (50%, $n=36$) que en las hembras en reposo (33%, $n=866$), hecho que parece indicar que el efecto mecánico tiene un cierto papel en la reducción de la intensidad de alimentación, aunque las diferencias sólo son estadísticamente significativas en el caso de la comparación entre las hembras en reposo y las hembras en puesta ($\chi^2_1 = 0.03$).

Por otra parte, y tal y como se ha señalado anteriormente, los estados de madurez se determinaron *de visu* por los caracteres macroscópicos durante los embarques, un método práctico pero hasta cierto punto burdo y menos fiable que las determinaciones mediante cortes histológicos que sin embargo no son factibles para las condiciones de trabajo y los tamaños de muestra disponibles en el presente trabajo. Por ello estas conclusiones deben ser consideradas con cierta precaución, sobre todo en los estadios iniciales del paso a prepuesta y postpuesta.

3.3.9 Relación talla predador talla presas

A la vista de los resultados obtenidos se puede concluir que la talla de las presas de la merluza aumenta con la talla del predador, algo que se cumple para todos los tipos de presa estudiados y que es una constante para la mayoría de peces (Scharf *et al.*, 2000 y referencias citadas en dicho trabajo). Por otra parte este crecimiento de la talla de las presas es acompañado de un aumento del rango de tallas capturadas, es decir mientras crece la talla máxima de las presas, la talla mínima se mantiene constante o crece sólo ligeramente; así los predadores de mayor tamaño tendrían la ventaja de seguir alimentándose de presas pequeñas al tiempo que son capaces de capturar presas mayores no disponibles para los predadores menores (obra citada).

Este esquema describe exactamente lo que ocurre en el caso de la merluza europea hasta una cierta talla alrededor de los 40 cm; sin embargo a partir de esa talla se produce una estabilización de la talla máxima de presa que puede deberse a la escasez de presas mayores adecuadas para la merluza, tal y como apuntaron Gonzalez *et al.* (1985) y Velasco & Olaso (1998a). Las bacaladillas mayores de 30 cm son escasas en la zona (Carrera *et al.*, 2001) tal y como se puede observar por las distribuciones de tallas obtenidas en las campañas que se realizan en la misma (Sánchez *et al.* 1995 y 2002), al tiempo que otras presas que alcanzan mayor tamaño y son abundantes en esta zona, como el jurel o la caballa, probablemente son más difíciles de capturar y engullir que la bacaladilla al ser de natación más rápida (He, 1993), con aletas más espinosas y una forma menos alargada y

más ancha; circunstancias todas ellas que posiblemente hagan que el gasto energético necesario para capturar estas presas no sea compensado por la mayor cantidad de alimento, de acuerdo con la teoría del aprovechamiento óptimo del alimento, de hecho este razonamiento ya ha sido utilizado para explicar la ingesta de presas menores de las disponibles (Sih & Christensen, 2001; y referencias citadas).

En el caso de las presas de pequeño tamaño, especialmente los crustáceos, estas son muy escasas entre las merluzas mayores de 35-40 cm; de hecho sólo cuatro especies aparecen en una distribución de tallas del predador claramente distintas del resto de crustáceos presa, tres especies de Natantia: *D. bonnieri*, *P. sivado* y *P. multidentata* y el misidáceo *Gnathophausia zoea* (Willemoes-Suhm, 1875) todos los cuales aparecen preferentemente en merluzas mayores de 40 cm. Todas estas especies se caracterizan por ser especies de profundidad distribuidas a más de 300 -400 m (Olaso, 1990), donde sólo aparecen merluzas grandes (Pereiro y Fernández, 1983; Sánchez, 1993) que son por tanto las únicas merluzas que tienen acceso a estas presas. Dentro de estas especies las tres primeras son relativamente grandes, lo que podría justificar su consumo por parte de las merluzas grandes; sin embargo en el caso de *G. zoea*, de reducido tamaño, sólo su alta abundancia en las zonas batiales (Lagardère, 1977) explica su relativa importancia en la dieta de las merluzas grandes.

Este mismo razonamiento en cuanto a su abundancia en zonas profundas explica la aparición de una presa relativamente pequeña como *G. argenteus* como presa de merluzas de gran tamaño. Ya que en la distribución batimétrica de esta especie se observa la tendencia de los individuos mayores a situarse a mayor profundidad, lo que unido a su tendencia a formar cardúmenes demersales (Whitehead *et al.*, 1986) explica que a pesar de su tamaño sea una presa objetivo para las merluzas grandes.

Por otra parte, existen tanto estudios que encuentran que algunos peces vuelven a buscar alimento cuando el contenido estomacal cae por debajo de cierto límite (Seyhan *et al.*, 1998 experimentando con merlán en laboratorio), mientras que en otros sólo vuelven a alimentarse cuando el estómago está vacío (Gwyther & Grove, 1981, experimentos con *L. limanda* en laboratorio), con lo que, ante la falta de información al respecto en la merluza es difícil aventurar los mecanismos que subyacen a la ingestión de más de una presa cuando no se encuentran presas mayores de cierto umbral, como parece ocurrir en la merluza.

Una imagen muy similar a la encontrada en el presente estudio se observa en la relación tamaño predador-presa en los datos de Guichet (1995) del norte del Golfo de Vizcaya que se presenta en Scharf *et al.* (1998), pero en dicho trabajo el ajuste de la talla máxima de presa se realiza mediante un modelo lineal de regresión por cuantiles con lo que no se explora la posibilidad de relaciones “alométricas” entre ambas variables. En este aspecto la técnica de regresión por cuantiles no lineal aporta una visión más versátil que permite definir relaciones diferentes entre la talla del predador y las tallas máxima y mínima de sus presas.

Los resultados obtenidos en cuanto a relaciones talla predador-talla presa son bastante similares a los obtenidos al norte del área de estudio tanto por Guichet (1995) como por Du Buit (1996); aunque existen algunas diferencias, especialmente en cuanto a la bacaladilla y la merluza presa.

En el caso de la bacaladilla (Figura 40a) ambos estudios encuentran los mejores ajustes con modelos lineales aunque con pendientes muy diferentes, siendo mucho más pronunciada en el caso de los datos obtenidos por Guichet (1995) que por Du Buit (1996). Estos resultados, aparentemente contradictorios entre sí y con los obtenidos en este trabajo pueden ser explicados por los distintos rangos de talla estudiados en cada trabajo, así en el caso de Du Buit son casi inexistentes los datos de merluzas menores de 30 cm, entre las que en nuestros datos hay una importante predación de bacaladillas menores de 20 cm y son raras las presas mayores de esta talla; al no aparecer estas bacaladillas pequeñas el rango de tallas de la presa es menor y la pendiente disminuye.

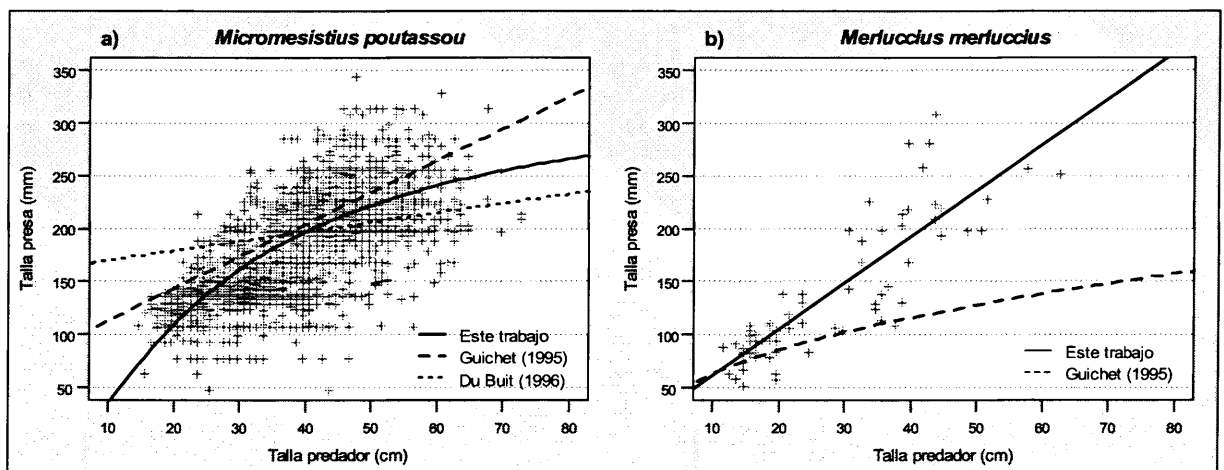


Figura 40. Modelos de regresión entre la talla de la merluza predador y a) la bacaladilla y b) la merluza presa y en el presente trabajo (Figura 36) y en el Mar céltico (sólo bacaladilla, tomada de Du Buit, 1996) y el norte del Golfo de Vizcaya (tomados de Guichet, 1995).

Por el contrario en el caso de los estómagos analizados por Guichet las merluzas grandes predan principalmente otros peces y clupeidos, por lo que en su zona de trabajo parece que la merluza

empieza a preñar sobre otras presas antes de alcanzar la talla máxima disponible de bacaladilla. Pero aun así, observando el gráfico general de las tallas de los peces-presa de la merluza en las muestras de Guichet, presentado en Scharf *et al.* (1998), también observamos claramente como las presas de más de 30 cm son muy escasas, con lo que aunque el modelo que mejor se ajusta a la relación talla predador merluza-talla presa bacaladilla, sea lineal, al tener en cuenta la totalidad de los peces presa se obtiene una imagen muy similar a la encontrada en el presente trabajo.

La relación talla predador talla presa en el caso del canibalismo sólo ha sido estudiada por Guichet (1995), el cual (Figura 40b) obtiene el mejor ajuste con un modelo potencial con un bajo porcentaje de la variabilidad de la talla de la presa explicada por la talla del predador ($r^2 = 0.29$), muy por debajo del valor obtenido en este estudio ($r^2 = 0.73$). Según los resultados de este autor el canibalismo en el norte del Golfo de Vizcaya se produce principalmente sobre merluzas pequeñas dado el modelo de regresión obtenido a partir de sus datos, con presas menores que en el Cantábrico y norte de Galicia.

3.4 Conclusiones

- La merluza europea es una especie fundamentalmente ictiófaga desde una talla muy pequeña, encontrándose, en la zona de estudio, un porcentaje en volumen mayor del 50% de peces en la dieta desde los 12-14 cm.
 - Considerando la dieta de la merluza, sin tener en cuenta la talla u otros factores de variación, en el Mar Cantábrico y Galicia la bacaladilla es la presa principal de la merluza, pudiéndose considerar como sus presas secundarias el jurel y otros peces indeterminados.
 - El estudio de la regurgitación y el uso de la vesícula biliar como indicador de este hecho permite evitar una posible fuente de sesgo, evitando la sobrestimación de la incidencia de la vacuidad, y por lo tanto, posibles sesgos en la estimación del volumen estomacal medio y la intensidad de alimentación.
 - La incidencia de la regurgitación del contenido estomacal y la vacuidad son significativamente mayores entre los individuos mayores de 40 cm, incrementándose los porcentajes de regurgitados y vacíos entre los individuos mayores de esta talla. El que en ambos casos el aumento coincida con la talla de primera madurez de las hembras en esta zona, sugiere una relación entre ambos factores.
 - El número medio de presas en el estómago por individuo disminuye con la talla hasta los 50 cm, a partir de dicha talla se produce un ligero aumento del número de presas. Este hecho está relacionado con la talla máxima de la presas de merluza, ya que cuando la merluza no encuentra presas adecuadas mayores de 35 cm, incrementa el número de presas por individuo.
 - Cuando la merluza llega a los 21/22 cm se produce un incremento en el volumen máximo estomacal que parece relacionado con un aumento en la predación sobre *M. poutassou*, más accesible a las merluzas de esta talla.
 - El aumento del volumen máximo implica asimismo un aún más destacable incremento del V%BW máximo, que alcanza los mayores valores en toda la ontogenia de la merluza para después ir descendiendo al aumentar la talla y el peso de la merluza.
 - A lo largo de la ontogenia de la merluza europea de la plataforma norte de la Península Ibérica se aprecian tres fases tróficas principales:
-

- De 9 a 18 cm preda principalmente sobre crustáceos (p. ej. Eufausiáceos y pequeños Natantia) y pequeños peces (como el *G. argenteus*) que ya tienen gran importancia dentro de la composición de la dieta, pero esta tiene una mayor amplitud que en las fases siguientes, por la combinación de presas más bentónicas y la variedad de estas.
 - De 18 a 35 cm al tiempo que desciende la importancia de los crustáceos se produce un reemplazo de los peces pequeños por otros de mayor tamaño de carácter más pelágico o semipelágico (destacando sobre todo *M. poutassou*); la preponderancia de los peces y de la bacaladilla en general produce un descenso de la amplitud de la dieta.
 - De 35 a 55/60 cm la bacaladilla es todavía más dominante como presa de la merluza, siendo presas acompañantes otros peces de similar tamaño, esta especialización en peces presa de tamaño medio grande hace que la amplitud de dieta sea todavía menor que en la fase anterior. En las tallas mayores se produce un ligero aumento del número de presas medias por estómago, hecho que parece relacionado con la falta de presas adecuadas de mayores de 35 cm, buscando presas adicionales de tamaño algo menor para completar la ración.
 - El cambio a una dieta predominantemente ictiófaga se produce en la merluza europea a una talla muy pequeña, en prácticamente todos los estudios que estudian la variación de la dieta con la talla, se alcanza un 75% en volumen/peso de peces en la dieta a los 20 cm, y el 90% a los 20-25 cm.
 - Existen unas ciertas diferencias sexuales en la intensidad de alimentación, detectándose una mayor intensidad en las hembras a partir de aproximadamente los 40 cm, diferencia que podría explicarse tanto por el diferente coste energético de la puesta, como por el mayor crecimiento de las hembras a partir de esta talla. Estas diferencias no parecen reflejarse en la composición de la dieta que es similar para ambos sexos.
-

Capítulo 4 El ciclo anual: Variación estacional de la dieta

4.1 Material y métodos

4.1.1 Origen de los datos utilizados

En un trabajo previo sobre la variación estacional de la dieta de la merluza (Velasco & Olaso, 1998a) se utilizaron sólo los datos de 1994, recogidos en muestreos mensuales en barcos arrastreros, y en volanteros en casi todos los trimestres. Sin embargo, en esta publicación se observa lo limitado del alcance de dichos datos en cuanto a las tallas pequeñas de merluza, ya que los muestreos se realizaron en barcos comerciales en los que, debido a la talla mínima de desembarco de 27 cm, los artes utilizados no están dirigidos a la captura de ejemplares pequeños. Para solventar este problema, en el presente estudio se han añadido nuevos datos procedentes de muestreos trimestrales realizados en barcos comerciales en 1993, con el mismo problema de escasez de datos para las tallas pequeñas, y de otra serie de muestreos trimestrales realizados en 1997 en tres campañas científicas a bordo del B/O Cornide de Saavedra y un embarque en un arrastrero comercial; estos últimos datos sí cuentan con abundante información de individuos juveniles. A pesar de que estos muestreos provienen de diferentes años esta agrupación de los datos no permite estudiar la posible variación interanual ya que el tamaño de muestra en cada año es bajo, pero en cambio sí permite estudiar la variación estacional a lo largo de toda la distribución de tallas de la merluza.

Tabla 29. Distribución por trimestre y rango de talla de los estómagos utilizados en el estudio de la variación estacional de la dieta. (Vac.: vacíos; Llen: llenos; Reg: Regurgitados y Tot: Total)

	1º Trimestre				2º Trimestre				3º Trimestre				4º Trimestre				Total
	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	
T9	18	18	33	69	20	40	15	75	30	33	11	74	64	51	12	127	345
T12	50	41	58	149	90	58	76	224	140	137	56	333	225	156	29	410	1116
T15	56	83	39	178	141	89	76	306	97	63	46	206	181	120	55	356	1046
T18	81	91	41	213	205	91	89	385	77	76	23	176	84	48	28	160	934
T21	44	40	25	109	141	46	55	242	78	96	26	200	74	74	31	179	730
T24	46	25	23	94	92	32	37	161	70	88	20	178	48	72	13	133	566
T27	35	40	21	96	32	21	11	64	86	79	33	198	84	84	11	179	537
T30	89	85	31	205	40	54	15	109	141	114	47	302	178	208	39	425	1041
T35	123	90	45	258	91	108	43	242	123	101	36	260	225	210	39	474	1234
T40	191	149	65	405	117	135	61	313	193	104	54	351	338	322	81	741	1810
T45	211	101	53	365	192	187	102	481	108	61	46	215	169	137	34	340	1401
T50	144	64	37	245	127	149	61	337	89	34	35	158	41	56	30	127	867
T55	65	25	23	113	120	78	39	237	47	18	16	81	53	42	17	112	543
T60	33	20	17	70	59	48	24	131	11	5	9	25	18	27	7	52	278
T70	5	5	3	13	6	4	8	18		1	3	4	7	2	3	12	47
Total	1191	877	514	2582	1473	1140	712	3325	1290	1010	461	2761	1789	1609	429	3827	12495

Por lo tanto, en el presente capítulo se estudia la variación estacional en la dieta tal y como se hizo en Velasco & Olaso (1998a), pero incluyendo datos de muestreos en 1993 y 1997 que permiten

estudiar las variaciones en las merluzas pequeñas. Los datos se agruparon por trimestres y su distribución queda reflejada en la Tabla 29. Aun a pesar de la inclusión de los datos de 1997 y 1993, se observa como existen algunos rangos de talla poco muestreados, como es el caso del T9, el T60 y el T70 en prácticamente todos los trimestres, o de los rangos T24 y T27 en el primer trimestre. Por ello, y en función de los resultados obtenidos en el capítulo anterior, se han empleado distintos rangos de talla para el análisis de los distintos aspectos estudiados, especificando los utilizados en cada uno de los correspondientes apartados.

Para estudiar la variación estacional en la alimentación se estudiarán las diferencias en tres aspectos, por un lado los porcentajes de vacuidad, por otro la repleción y el V%BW medios y por último la composición de la dieta.

4.1.2 Metodología del análisis de las diferencias estacionales

En el estudio de las diferencias estacionales en el porcentaje de vacuidad, dados los resultados de la variación por rangos de talla en el capítulo anterior, y el bajo número de muestra en las tallas menores, se decidió utilizar los resultados de la Sección 3.2.2.2, agrupando los rangos en los que no se han encontrado diferencias significativas y aplicando pruebas de χ^2 para ver la significación de las diferencias trimestrales.

Para estudiar las diferencias estacionales en cuanto a volumen estomacal y V%BW medios se ha utilizado la repleción media calculada tal y como se explica en la Sección 2.5.4 y se ha observado el solapamiento de los intervalos de confianza obtenidos mediante bootstrap no paramétrico con 1000 remuestreos.

La composición de la dieta se estudia mediante el porcentaje en volumen y calculando el solapamiento de dieta (índice de Horn) y la amplitud de dieta (índice de diversidad de Shannon-Wiener), estimando para ambos índices intervalos de confianza con corrección del sesgo mediante bootstraps no paramétricos con 1000 réplicas (Sección 2.5.2). Previamente se comprobó la representatividad de las muestras con el método de Modde & Ross (1983). Además, por rango de tallas y trimestre, se definen las presas preferentes y secundarias según la metodología propuesta por Rosecchi & Nuaze (1985).

4.2 Resultados

4.2.1 Porcentaje de vacuidad

Una vez unidos los rangos de talla sin diferencias significativas en el análisis general de la dieta, los datos utilizados en el presente capítulo son los resumidos en la Tabla 30 y la Figura 41.

Tabla 30. Número de estómagos analizados (n) y porcentaje de estómagos vacíos (%vVac.) por rango de tallas y trimestre junto con probabilidad de la prueba de χ^2 para la comparación entre trimestres dentro de cada rango de tallas. (**) Calculado aplicando la corrección de Yates. Tr: Trimestre).

	9-20 cm		21-29 cm		30-39 cm		40-49 cm		50-59 cm		≥ 60 cm		Total	
	n	% Vac.	n	% Vac.	n	% Vac.	n	% Vac.	n	% Vac.	n	% Vac.	n	% Vac.
1º Tr.	609	33.7	299	41.8	463	45.8	770	52.2	358	58.4	83	45.8	2582	46.1
2º Tr.	990	46.1	467	56.7	351	37.3	794	38.9	574	43.0	149	43.6	3325	44.3
3º Tr.	789	43.6	576	40.6	562	47.0	566	53.2	239	56.9	29	37.9	2761	46.7
4º Tr.	1053	52.6	491	42.0	899	44.8	1081	46.9	239	39.3	64	39.1	3827	46.7
p(χ^2)	2.4e-12		2.6e-07		0.0285		3.2e-08		8.9e-08		0.91*		0.15	

Entre los individuos menores de 21 cm aparece un menor porcentaje de vacuidad en el primer trimestre y luego en el tercero, segundo y último con menores diferencias entre estos tres últimos, las diferencias son estadísticamente significativas (Tabla 30), en todas las combinaciones a excepción de entre el 2º y 3º ($p(\chi^2_1) = 0.30$). En el rango de 21 a 29 cm destaca el mayor porcentaje de vacuidad del segundo trimestre frente a los demás, entre los que no existen diferencias significativas ($p(\chi^2_2) = 0.89$).

En el rango de 30 a 39 cm hay un menor porcentaje de estómagos vacíos en el segundo trimestre, siendo similares entre sí los resultados en los demás trimestres; de hecho si excluimos los datos de este trimestre la probabilidad de la prueba de χ^2_2 sube hasta 0.72, por lo que las diferencias entre los otros tres trimestres no son significativas. Para los individuos entre 40 y 49 cm hay diferencias significativas entre el segundo trimestre y los demás, presentando aquél un porcentaje de vacuidad menor, otro tanto ocurre con el cuarto trimestre frente a los otros dos y no existen diferencias significativas entre los dos trimestres restantes ($p(\chi^2_1) = 0.73$). En el rango de 50 a 60 cm el segundo y el cuarto trimestre presentan porcentajes de vacuidad significativamente menores que los de los otros dos, no siendo significativas las diferencias entre cada uno de los dos subgrupos mencionados (2º y 4º $p(\chi^2_1) = 0.33$, y 1º y 3º $p(\chi^2_1) = 0.72$). En el rango de individuos mayores de 60 cm no existen diferencias significativas, aunque el tamaño de muestra es muy pequeño por la escasez de estas tallas. Por último para el total de la distribución de tallas no existen diferencias significativas, manteniéndose un porcentaje de regurgitados alrededor del 46-47% en todos los trimestres y uno ligeramente menor en el segundo.

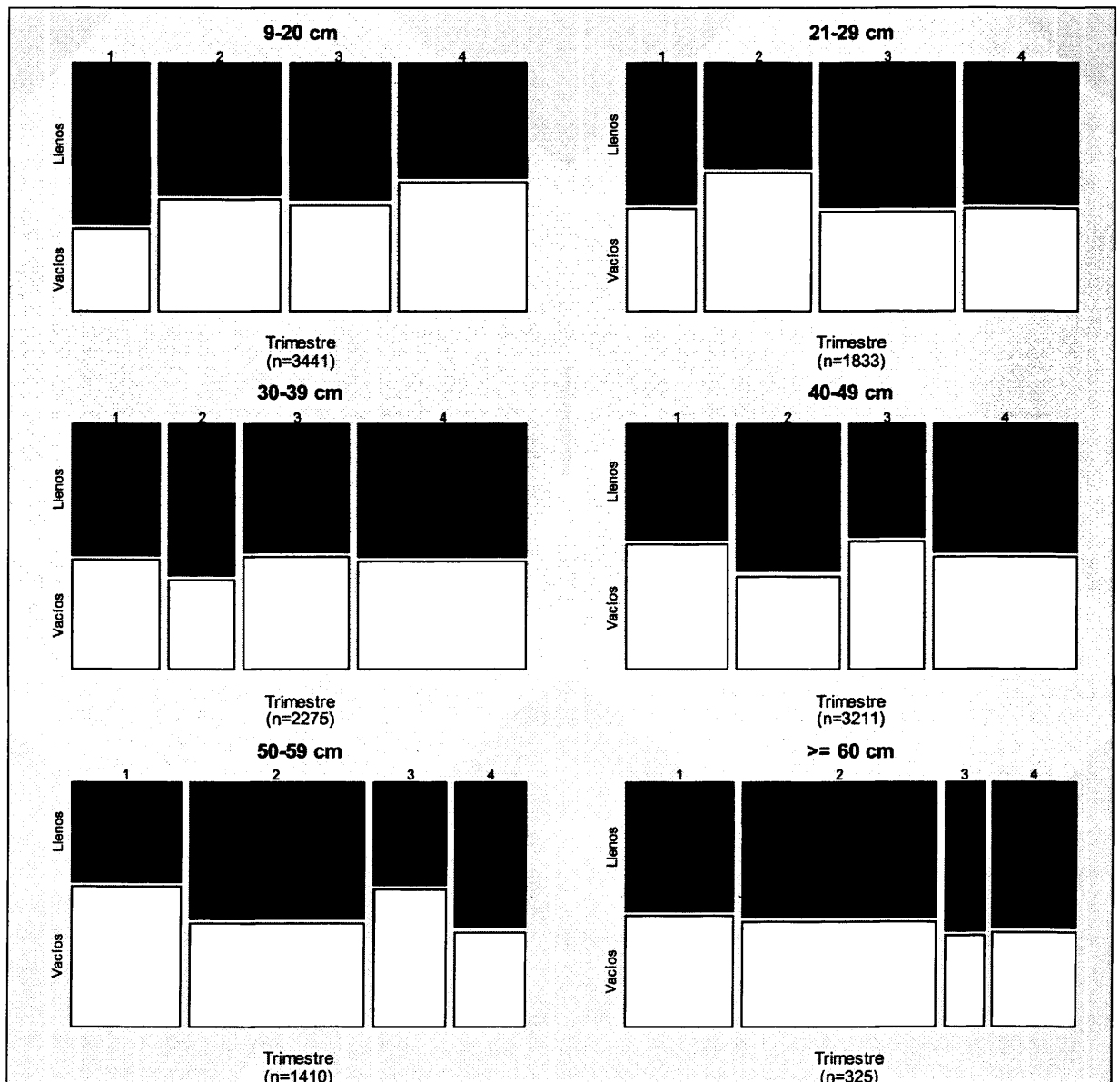


Figura 41. Variación estacional de la proporción entre estómagos vacíos y llenos por rango de tallas y trimestre. La anchura de las barras verticales es proporcional al tamaño de muestra en el trimestre.

Por lo tanto, podemos concluir que a partir de los 30 cm el porcentaje de vacuidad presenta diferencias estacionales con un porcentaje menor en el segundo trimestre, y sólo en las merluzas entre 50 y 59 cm es también menor en el cuarto trimestre. Estos resultados coinciden con los ya expuestos en Velasco y Olaso (1998a), y como se discutirá más adelante es probable que este hecho esté relacionado con el ciclo reproductivo de la especie. Curiosamente, en el rango de tallas de menos de 30 cm, en el que prácticamente todos los individuos serían inmaduros, es el segundo trimestre el que presenta mayor porcentaje de vacuidad.

4.2.2 Volumen estomacal y V%BW medios

Al clasificar los estómagos por trimestres y rangos de talla, el tamaño de muestra disminuye, lo que ha hecho que para el estudio del volumen estomacal medio se excluyan algunos rangos de talla por tener un tamaño total de muestra menor de 100 estómagos, como ocurre en todos los del rango T9 menos el cuarto trimestre y los de los rangos T70 y T60 menos el segundo trimestre. Además de algunos trimestres de los rangos T24 y T27.

En la Figura 42.a se observa como en los rangos T18 a T24 los dos últimos trimestres presentan volúmenes medios mayores que los otros dos, siendo las diferencias especialmente marcadas en T21 y T24. El rango T27 presenta problemas de tamaño de muestra y sólo están representados los dos últimos trimestres, pero en los rangos de talla mayores, a partir de T30 y hasta el T45 el contenido estomacal medio es mayor en el segundo trimestre que en los demás. En el rango T50 los intervalos de confianza se hacen mucho mayores y el volumen medio mayor es el del cuarto trimestre, seguido una vez más del segundo. Los dos rangos mayores tienen un reducido tamaño de muestra y un comportamiento extraño, ya que en el rango T55 disminuye el volumen estomacal medio en todos los trimestres mientras que en el T60 sólo hay datos suficientes para el segundo trimestre y con un amplio intervalo de confianza.

Como se observa en la Figura 42.b, si atendemos a los intervalos de confianza obtenidos a partir de los procedimientos de bootstrap, las diferencias entre trimestres en cuanto al volumen medio en general no son estadísticamente significativas. Sólo para los rangos pequeños, de T21 y T24, hay claras diferencias entre los dos primeros y los dos últimos trimestres, mientras que las mencionadas diferencias del segundo trimestre sólo superan los intervalos de confianza con respecto al cuarto trimestre entre los 35 y los 49 cm.

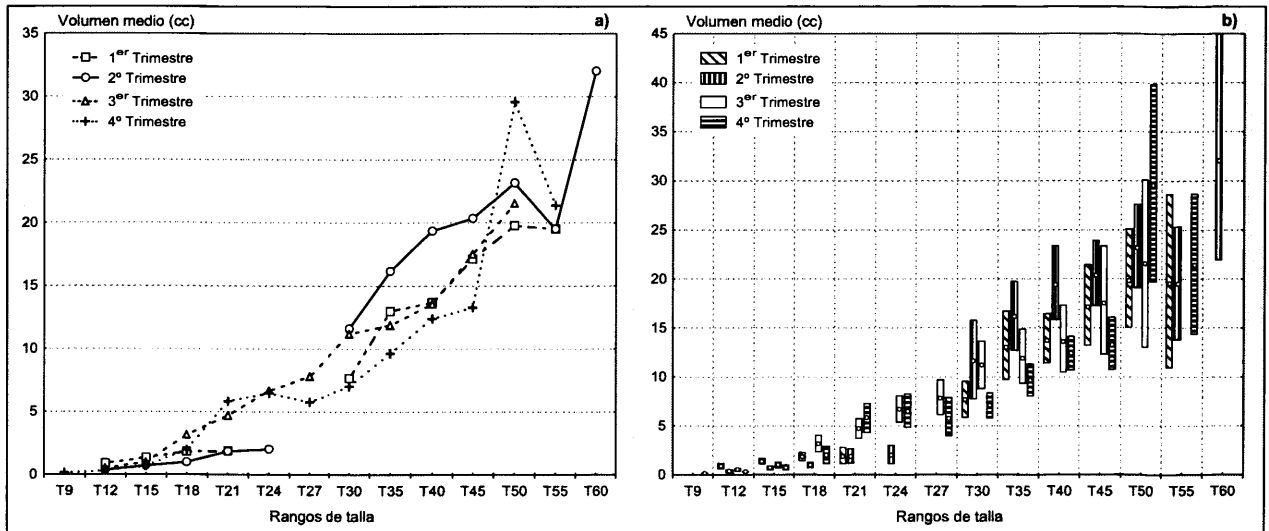


Figura 42. a) Variación del volumen estomacal medio por rango de tallas y trimestre. b) Intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap con 1000 iteraciones a partir de los percentiles .025 y .975. (Sólo se incluyen los rangos de talla con 100 o más estómagos muestreados).

Así mismo, para solventar el problema de los reducidos tamaños de muestra y a la vista de los resultados del capítulo anterior respecto al V%BW medio, también en este caso se ha optado por agrupar rangos de talla con V%BW sin diferencias estadísticamente significativas (ver Sección 3.2.2.3). Con esta solución, aunque se pierda algo del detalle de la evolución con la talla se observan mejor las variaciones trimestrales ya que se dispone de datos suficientes para todos los rangos y trimestres a excepción del de mayores de 70 cm.

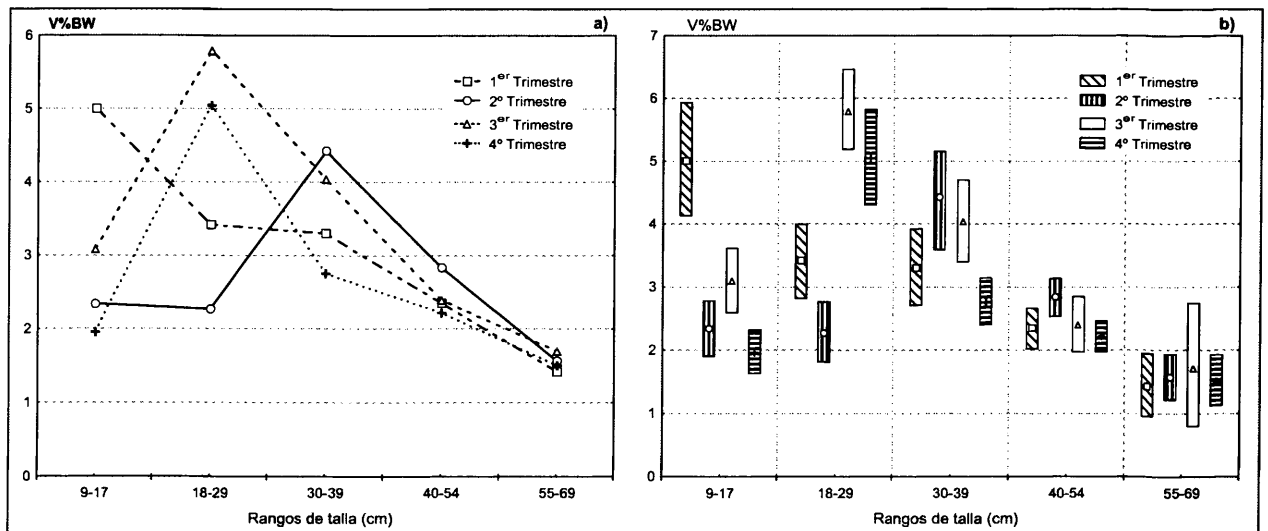


Figura 43. a) Media por rango de tallas y trimestre del volumen estomacal en porcentaje del peso del cuerpo (V%BW) y b) Intervalos de confianza al 95%. (Sólo se incluyen los rangos de talla y trimestres con más de 100 estómagos muestreados).

Como se puede ver en la Figura 43.a, en los dos primeros rangos de talla la variación del V%BW es muy destacable, mientras el tercer y el cuarto trimestre tienen una evolución paralela y similar a la

encontrada en la evolución del V%BW con la talla (Sección 3.2.2.3) con un máximo entre 18 y 19 cm, no ocurre así en el primer y el segundo trimestre. En el rango de menos de 18 cm destaca el alto V%BW del primer trimestre, mucho mayor que los otros tres y que los valores observados para este rango en la Sección 3.2.2.3, y que además coincide con un menor porcentaje de vacuidad en este trimestre y rango de tallas (Sección 4.2.1). En el rango de 18 a 29 cm se produce un importante ascenso de los valores de los trimestres 3º y 4º, que tienen valores mucho mayores que los otros dos. A partir del rango de 30 a 39 cm la evolución del V%BW es similar y decreciente en todos los trimestres, siendo mayor el V%BW del segundo trimestre entre 30 y 54 cm, mientras que en el rango mayor las diferencias son muy pequeñas.

Como en el caso del volumen la mayoría de las diferencias encontradas en cuanto al V%BW medio no son estadísticamente significativas ya que como se observa en la Figura 43.b los intervalos de confianza se solapan en la mayoría de los rangos de talla, excepto el mayor V%BW medio del primer trimestre en el rango pequeño y el menor valor medio en los dos primeros trimestres en el rango de tallas de 18 a 29 cm.

4.2.3 Composición de la dieta

Para el estudio de la composición de la dieta también se utilizaron los rangos de talla resultantes de la ordenación del capítulo 3. En la Tabla se observa que sólo el rango de tallas de los mayores de 70 cm está muy poco representado en la muestra y por ello este rango no se tratará en este apartado. En cuanto al resto de los rangos de talla, la Figura 44 muestra como para casi todas las combinaciones de rangos de talla y trimestres se dispone de una muestra representativa, puesto que en todos ellos se alcanzan asíntotas bien definidas, la única posible excepción es el rango de 35 a 69 cm en el primer trimestre, en el que la asíntota no es muy clara en cuanto a taxones presa, sin embargo el elevado número de estómagos con alimento (449) y su comparación con el número de taxones (31), así como la asíntota bien definida en el caso de las familias parecen indicar un tamaño de muestra suficiente.

Tabla 31. Distribución por trimestres y rangos de talla de los estómagos utilizados en el estudio de la variación estacional en la composición de la dieta. (Vac.: vacíos; Llen: llenos; Reg: Regurgitados y Tot: Total)

	1º Trimestre				2º Trimestre				3º Trimestre				4º Trimestre				Tot.
	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	
9-17	124	142	130	396	251	187	167	605	267	233	113	613	470	327	96	893	2507
18-34	295	281	141	717	510	244	207	961	452	453	149	1054	468	486	122	1076	3808
35-69	767	449	240	1456	706	705	330	1741	571	323	196	1090	844	794	208	1846	6133
>=70	5	5	3	13	6	4	8	18	1	3	4		7	2	3	12	47
Total	1191	877	514	2582	1473	1140	712	3325	1290	1010	461	2761	1789	1609	429	3827	12495

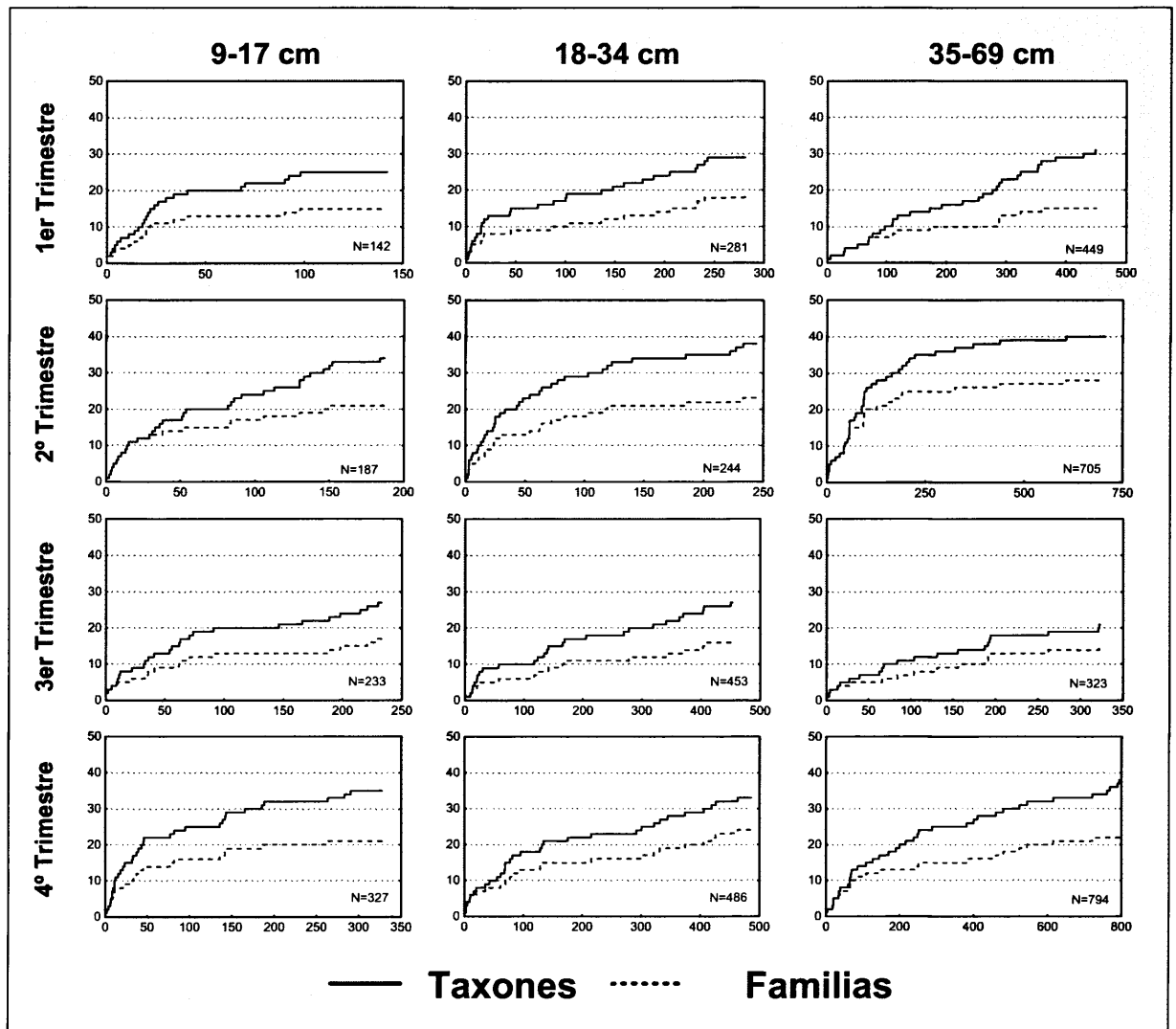


Figura 44. Gráficas de Modde & Ross de representatividad de los rangos de talla por trimestre.

La Figura 45 y la Tabla 32 resumen la variación trimestral de la dieta de las merluzas entre 9 y 17 cm, en ella se observa una importante variabilidad estacional en cuanto a la importancia relativa de peces y crustáceos, con un comportamiento mucho más ictiofago en el tercer trimestre y por contraste unos hábitos más carcinófagos en el primero, quedando los otros dos trimestres en situaciones intermedias con alrededor de un 50% de peces y cerca de un 40% de crustáceos. En todos los trimestres se mantiene más o menos constante una pequeña proporción de moluscos cefalópodos en la dieta que completa a los grupos anteriormente citados.

Tabla 32. Composición de la dieta en volumen del rango de tallas de 9 a 17 cm por trimestres. Incluyendo los principales grupos y las presas o grupos de presas con un 1% o más en al menos un trimestre.

	Trimestre 1	Trimestre 2	Trimestre 3	Trimestre 4
POLYCHAETA	0.00	0.02	0.00	0.00
CRUSTÁCEOS	50.54	39.28	20.41	37.91
DECAPODA	31.91	17.69	11.86	29.63
Macrura: <i>Scyllarus</i> sp.	0.00	0.00	0.64	2.78
Natantia	31.91	16.81	11.21	26.54
<i>Alpheus glaber</i>	3.30	2.53	1.00	2.67
<i>Chlorotocus crassicornis</i>	9.21	4.29	5.54	7.77
Cragonidae indeterminados	1.54	1.25	0.00	0.11
<i>Processa</i> spp.	6.38	2.39	2.07	3.64
<i>Solenocera membranacea</i>	7.49	2.59	1.26	3.56
Natantia indeterminados	3.98	3.75	1.33	7.73
EUPHAUSIACEA	17.59	14.73	6.38	4.84
MYSIDACEA	0.88	5.57	1.37	2.12
<i>Lophogaster typicus</i>	0.88	3.84	0.78	0.70
MOLUSCOS	11.48	9.78	6.61	7.74
CEPHALOPODA	11.48	9.60	6.61	7.74
Decapbrachia	11.48	8.43	4.84	6.70
<i>Alloteuthis</i> spp.	7.37	6.49	1.85	4.46
Decapbrachia indeterminados	1.50	0.93	0.40	0.11
Cephalopoda indeterminados	0.00	1.17	1.77	1.04
PECES	37.98	50.93	72.98	54.35
ANACANTHINI	22.02	28.66	59.04	26.33
Gadidae	9.55	11.86	43.18	18.53
<i>Gadiculus argenteus</i>	9.55	5.68	41.09	7.88
<i>Micromesistius poutassou</i>	0.00	6.18	2.09	10.65
Lotidae: <i>Gaidropsarus macrophthalmus</i>	7.97	4.94	9.07	1.14
Merlucciidae: <i>M. merluccius</i>	4.50	11.86	6.79	6.67
GOBIOIDEI	2.74	3.34	0.40	4.32
Gobiidae indeterminados	2.36	2.59	0.40	2.93
ISOSPONDYLI	1.93	2.16	0.00	5.93
Argentinidae: <i>A. sphyraena</i>	1.93	0.00	0.00	3.12
Clupeidae: <i>Sardina pilchardus</i>	0.00	1.24	0.00	0.00
Engraulidae: <i>E. encrasicolus</i>	0.00	0.93	0.00	2.66
MYCTOPHOIDEI	1.82	0.80	0.00	0.00
OPHIDIOIDEI: <i>Echiodon dentatus</i>	0.00	7.04	0.00	0.38
PERCOIDEI	3.43	0.00	1.99	0.00
Carangidae: <i>T. trachurus</i>	3.00	0.00	0.68	0.00
PLEURONECTOIDEI	2.36	1.73	0.00	0.60
Bothidae: <i>Arnoglossus</i> spp.	2.36	1.73	0.00	0.53
PISCES INDETERMINADOS	3.26	7.20	11.47	16.78
No. Estómagos examinados	396	605	613	893
No. Regurgitados	124	251	267	470
No. Vacíos	130	167	113	96
Repleción media	1.64	0.87	1.07	0.86
Longitud media	14.01	14.35	13.7	13.8

Más en detalle, en el primer trimestre destacan varias especies de Natantia y los eupausiáceos que en conjunto componen casi un 50% en volumen de la dieta, mientras que entre los peces hay así mismo gran variedad, con *G. argenteus*, *G. macrophthalmus* y la propia merluza como presas más abundantes, pero todas ellas con menos de un 10% en volumen de la dieta. Además en este

trimestre es en el que se produce una mayor predación de cefalópodos que son algo más de un 10% del volumen total. En el segundo trimestre tenemos ya un mayor porcentaje de peces entre los que las presas más destacables son: la propia merluza (~12%), la rubioca (*E. dentatus*) y *M. poutassou*, que a pesar del pequeño tamaño de estas merluzas ya empieza a formar parte de su dieta con un 6% en volumen. En cuanto a los crustáceos, con menor importancia, destacan los Natantia con aproximadamente la mitad del porcentaje del primer trimestre, euphausiáceos y misidáceos. En el tercer trimestre, con el porcentaje en volumen de peces más elevado del ciclo anual, destaca claramente el marujito, que es más del 40% de la dieta, y que junto con la rubioca y la merluza son los peces presa más destacados. El descenso de los crustáceos en la dieta se debe tanto al descenso de los Natantia, entre los que sólo el *C. crassicornis* mantiene un porcentaje destacable y los euphausiáceos y misidáceos que descienden a menos de la mitad de la importancia en los trimestres anteriores. Por último en el cuarto trimestre, vuelve a recuperarse el consumo de crustáceos, pero sobre todo de Natantia, mientras que los euphausiáceos y misidáceos en conjunto descienden incluso más que en el tercer trimestre. Entre los peces presa el más destacado es la bacaladilla, con un 11% y una vez más la propia merluza, con un 7% frente al 12% del segundo trimestre.

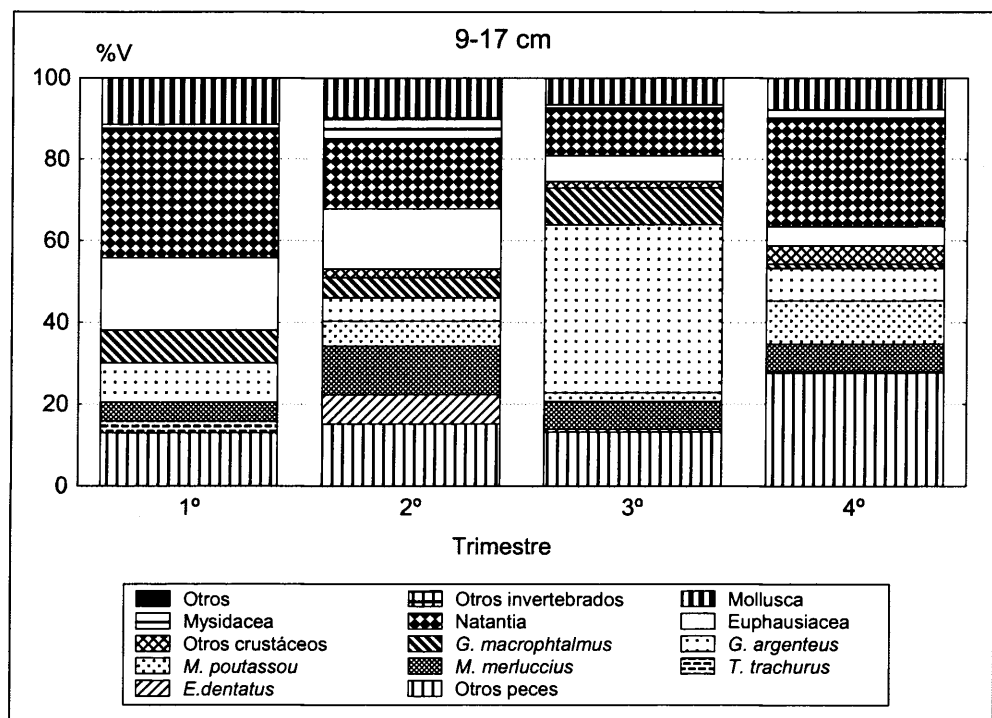


Figura 45. Composición de la dieta en porcentaje en volumen (%V) por trimestres para el rango de tallas de 9 a 17 cm.

Según se observa en la Figura 46 y la Tabla 33, en el rango de tallas de 18 a 34 cm existe menor variación estacional en la composición de la dieta que en el rango menor. En el primer trimestre es en el que más repartida está, con un porcentaje destacable de jurel, además de la bacaladilla, que es

la presa principal. En el segundo trimestre la bacaladilla es la presa dominante, mientras que desciende mucho el porcentaje de jurel y aumentan los de anchoa, *C. macrophthalma* y en pequeña medida los crustáceos. En el tercer trimestre la bacaladilla constituye el 74% en volumen, y junto con la caballa y la merluza prácticamente son el 85% de la dieta, destaca por lo tanto la falta del jurel con respecto a los trimestres anteriores. Por último en el cuarto trimestre la bacaladilla sigue siendo el principal alimento, mientras el jurel vuelve a reemplazar a la caballa y destacando así mismo la anchoa y la merluza presa, estos tres últimos con porcentajes muy similares. Los crustáceos, sin ser una presa principal en este rango de talla son más importantes como presas en los dos primeros trimestres, donde están cerca del 10% de la dieta en volumen, mientras que en el segundo semestre desciende mucho su importancia en volumen que no llega al 2%.

Tabla 33. Composición de la dieta en volumen del rango de tallas de 18 a 34 cm por trimestres. Incluyendo los principales grupos y las presas o grupos de presas con un 1% o más en al menos un trimestre.

	Trimestre 1	Trimestre 2	Trimestre 3	Trimestre 4
POLYCHAETA	0.00	0.06	0.00	0.00
CRUSTACEOS	8.22	9.59	1.94	0.81
DECAPODA	6.43	9.02	1.79	0.76
Natantia	6.39	8.66	1.75	0.72
<i>Chlorotocus crassicornis</i>	1.18	2.91	0.82	0.15
<i>Processa</i> spp.	1.00	1.53	0.06	0.03
<i>Solenocera membranacea</i>	1.97	1.76	0.09	0.35
Natantia indeterminados	1.31	1.44	0.51	0.11
EUPHAUSIACEA	1.76	0.54	0.00	0.02
MOLUSCOS: CEPHALOPODA	0.59	2.11	0.05	0.03
PECES	91.20	88.23	98.00	99.15
ANACANTHINI	42.83	50.88	82.00	72.39
Gadidae	38.91	50.27	77.43	65.03
<i>Gadiculus argenteus</i>	3.02	1.51	2.55	0.98
<i>Micromesistius pouassou</i>	33.96	45.72	74.29	63.03
<i>Trisopterus</i> spp.	1.93	3.03	0.53	0.92
Lotidae: <i>Gaidropsarus macrophthalmus</i>	1.04	0.17	0.63	0.06
Merlucciidae: <i>M. merluccius</i>	2.88	0.44	3.94	7.29
ISOSPONDYLI	1.88	7.23	1.19	10.36
Argentinidae: <i>A. sphyraena</i>	1.32	0.00	0.41	1.06
Clupeidae	0.56	3.20	0.43	0.98
<i>Sardina pilchardus</i>	0.00	3.20	0.00	0.98
Engraulidae: <i>E. encrasicolus</i>	0.00	4.03	0.36	8.32
PERCOIDEI	30.51	13.89	0.56	8.56
Carangidae: <i>T. trachurus</i>	30.51	8.49	0.00	8.02
Cepolidae: <i>C. macrophthalma</i>	0.00	5.40	0.56	0.43
PLEURONECTOIDEI	0.67	2.04	0.01	0.34
SCOMBROIDEI: <i>Scomber scombrus</i>	0.00	0.00	6.91	0.00
PISCES INDETERMINADOS	14.75	12.75	7.23	6.92
No. Estómagos examinados	717	961	1054	1076
No. Regurgitados	130	510	452	468
No. Vacíos	134	207	149	122
Repleción media	7.66	7.44	12.39	10.47
Longitud media	25.29	22.74	25.94	26.92

En el rango de tallas de 35 a 69 cm la predominancia de la bacaladilla como presa principal de la merluza es constante a lo largo de todo el año y siempre alcanza valores superiores al 75%. Los dos cambios más destacables son la menor importancia de la bacaladilla en el segundo trimestre, debida a la aparición de otros peces presa en la dieta como el jurel, *C. macrophthalma* o la caballa, y como se comentará más adelante el aumento del canibalismo en el tercer trimestre.

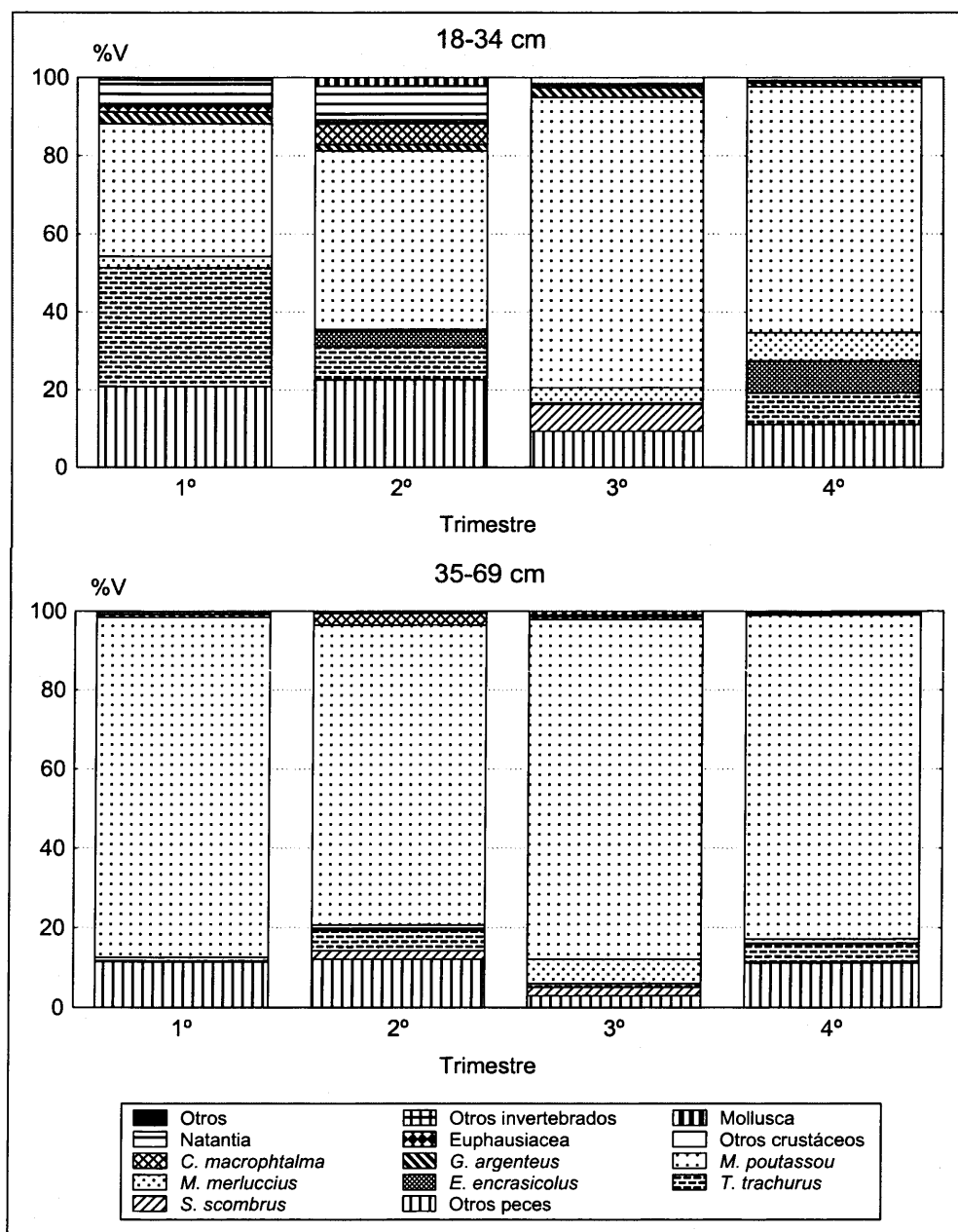


Figura 46. Composición de la dieta en porcentaje en volumen (%V) trimestre en los rangos de talla 18-34 cm y 35-69 cm.

Como se observa por estos resultados, el canibalismo, a pesar de su escasa importancia cuando se realiza una descripción general de la dieta e incluso al examinar la dieta por rangos de talla, presenta una importancia más destacable cuando examinamos las variaciones estacionales. Y, en concreto,

determinadas épocas del año dentro de estos rangos de talla, pero en general se mantiene en porcentajes en volumen cercanos al 5%, y sólo llega a superar el 10% en el caso de las merluzas menores de 18 cm del segundo trimestre.

Tabla 34. Composición de la dieta en volumen del rango de tallas de 35 a 69 cm por trimestres. Incluyendo los principales grupos y las presas o grupos de presas con un 1% o más en al menos un trimestre.

	Trimestre 1	Trimestre 2	Trimestre 3	Trimestre 4
CRUSTÁCEOS	0.54	0.58	0.36	0.42
MOLUSCOS	0.01	0.04	0.99	0.13
CEPHALOPODA	0.01	0.02	0.99	0.13
PECES	99.25	99.37	98.64	99.43
ANACANTHINI	87.26	77.39	91.80	83.54
Gadidae	87.24	76.56	85.74	82.34
<i>Micromesistius poutassou</i>	85.87	75.17	85.11	81.43
Merlucciidae: <i>M. merluccius</i>	0.03	0.83	6.06	1.18
ISOSPONDYLI	3.01	2.63	0.16	5.35
Alepocephalidae indeterminados	1.44	0.00	0.10	0.00
Clupeidae	1.50	1.68	0.00	5.10
<i>Sardina pilchardus</i>	0.98	0.00	0.00	4.44
Clupeidae indeterminados	0.00	1.68	0.00	0.65
PERCOIDEI	0.95	9.54	1.65	4.75
Carangidae: <i>T. trachurus</i>	0.95	5.17	0.88	4.36
Cepolidae: <i>C. macrophthalmus</i>	0.00	2.89	0.77	0.39
Sparidae: <i>B. boops</i>	0.00	1.48	0.00	0.00
SCOMBROIDEI: <i>S. scombrus</i>	0.13	2.10	2.09	0.42
PISCES INDETERMINADOS	7.17	6.68	2.89	4.89
No. Estómagos examinados	1456	1741	1090	1846
No. Regurgitados	767	706	571	844
No. Vacíos	240	330	196	208
Repleción media	34.19	35.06	32.26	25.06
Longitud media	46.11	48.23	44.75	43.74

De la Tabla 35 a la Tabla 37 se presentan los índices de solapamiento de Horn entre trimestres para los rangos de talla estudiados. En el rango de tallas de 9 a 17 cm los solapamientos son en general altos, sin que en ningún caso se observen valores por debajo de 0.6, ni siquiera en los intervalos de confianza. A partir de las dietas en número se observan mayores solapamientos que en el caso del volumen con ciertas diferencias de ordenación entre ambos índices, así en volumen las mayores diferencias se producen entre el 2º y el 3º trimestres y entre el 3º y el 4º, ambos con valores cercanos a 0.7; los mayores solapamientos por su parte se dan entre el 1º y el 2º trimestre, y entre el 2º y el 4º. Sin embargo, en el caso de la dieta en porcentaje en número, el menor solapamiento se da entre el 1º y el 4º trimestres, y el mayor entre el 1º y el 3º, seguido muy de cerca por la combinación 3º y 2º que en peso presentaban el menor solapamiento. Estas diferencias, aparentemente contradictorias, se producen sobre todo en los rangos de tallas pequeñas, en los que las presas muy pequeñas pero numerosas como eufausiáceos y pequeños Natantia tienen una importancia en volumen muy pequeña, en contraste con peces presa con pequeños porcentajes en

número pero mucho mayores en volumen, haciendo que los solapamientos en número y volumen estén influidos por diferentes presas según el índice utilizado.

Tabla 35. Índices de solapamiento de Horn entre trimestres para el rango de tallas 9 a 17 cm. En el triángulo inferior izquierdo se presentan los datos de dieta en volumen y en el superior derecho en número. (I.C.: intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap con corrección del sesgo).

Trimestre		1°	2°	3°	4°
1°	Horn		0.87	0.90	0.77
	I.C.		0.83-0.93	0.87-0.93	0.70-0.86
2°	Horn	0.82		0.89	0.85
	I.C.	0.78-0.91		0.86-0.94	0.78-0.91
3°	Horn	0.75	0.71		0.85
	I.C.	0.70-0.83	0.66-0.81		0.79-0.91
4°	Horn	0.77	0.84	0.72	
	I.C.	0.69-0.87	0.83-0.92	0.66-0.81	

En el rango de 18 a 34 cm con respecto a la dieta en volumen todos los solapamientos y sus respectivos intervalos de confianza quedan por encima del límite de 0.6. Por el contrario, en el caso de los solapamientos a partir de las dietas en número todos los solapamientos, salvo el del 1° trimestre con el 2° y el del 3° con el 4°, son menores de 0.6 (Tabla 36), y sólo en el caso de la combinación 1° y 4° parte del intervalo de confianza queda por encima de 0.6. Esto nos indica que, desde el punto de vista del volumen, el determinante en cuanto al aprovechamiento alimenticio de la merluza, no existen grandes variaciones estacionales y como se ha comentado antes los peces presa constituyen gran parte de la dieta en todos los trimestres. Sin embargo, en la dieta en número, si hay más variaciones debidas a variaciones en presas pequeñas (principalmente los crustáceos) que tienen mayores porcentajes al utilizar este índice. En cuanto a las solapamientos entre trimestres se observan las mayores diferencias entre el 2° y el 3° y el 4° en número y entre 1° y el 3° tanto en volumen como en número.

Tabla 36. Índices de solapamiento de Horn entre trimestres para el rango de tallas 18 a 34 cm. En el triángulo inferior izquierdo se presentan los datos de dieta en volumen y en el superior derecho en número. (I.C.: intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap con corrección del sesgo).

Trimestre		1°	2°	3°	4°
1°	Horn		0.87	0.45	0.53
	I.C.		0.85-0.91	0.38-0.59	0.45-0.65
2°	Horn	0.82		0.39	0.42
	I.C.	0.77-0.88		0.32-0.50	0.35-0.52
3°	Horn	0.68	0.75		0.83
	I.C.	0.61-0.77	0.68-0.82		0.81-0.88
4°	Horn	0.80	0.86	0.85	
	I.C.	0.73-0.86	0.83-0.92	0.82-0.9	

Según los resultados presentados en la Tabla 37, las diferencias estacionales para los individuos mayores de 35 cm son muy pequeñas, ya que todos los solapamientos tanto en número como en volumen son mayores que o iguales a 0.9, conclusión claramente deducible de la

composición de la dieta resumida en la Figura 46 y la Tabla 34, en las que se observa la importante predominancia de los peces y más en concreto de la bacaladilla en la dieta de la merluza de este rango de tallas. El 2º trimestre, con el menor porcentaje de bacaladilla en volumen, es el que presenta menores solapamientos con el resto.

Tabla 37. Índices de solapamiento de Horn entre trimestres para el rango de tallas 35 a 69 cm. En el triángulo inferior izquierdo se presentan los datos de dieta en volumen y en el superior derecho en número. I.C.: intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap con corrección del sesgo.

Trimestre		1º	2º	3º	4º
1º	Horn		0.90	0.92	0.93
	I.C.		0.89-0.92	0.91-0.95	0.92-0.95
2º	Horn	0.92		0.90	0.92
	I.C.	0.9-0.95		0.88-0.93	0.91-0.94
3º	Horn	0.93	0.93		0.93
	I.C.	0.91-0.96	0.9-0.96		0.92-0.94
4º	Horn	0.96	0.94	0.94	
	I.C.	0.95-0.98	0.93-0.96	0.92-0.96	

La amplitud de dieta calculada mediante el índice de diversidad de Shannon-Wiener por rango de talla y trimestre se presenta en la Figura 47. En el caso de la amplitud en volumen en el rango de tallas menor (9 a 17 cm) se observa un importante sesgo en los intervalos de confianza, los cuales indican que la estima obtenida tiende a subestimar el valor real. Este sesgo se debe a la importancia en volumen de ciertas presas con un volumen muy alto y un número muy bajo, lo que hace que en un bootstrap tengan pocas posibilidades de ser remuestreadas en varias ocasiones, pero cuando lo hacen aumentan mucho la amplitud al introducir una presa abundante en volumen; esta explicación se confirma cuando observamos que los tres trimestres en los que los intervalos de confianza presentan un sesgo más marcado (1º, 2º y 4º; ver Figura 47.a) tienen en sus dietas destacables porcentajes en volumen de especies de gran tamaño que corresponden a unos pocos estómagos (Tabla 32, p.ej. bacaladilla, merluza, o la madreanguila) y muchos estómagos con escaso volumen de presas muy pequeñas (p. ej. eufausiáceos y misidáceos). El 3º trimestre tiene la particularidad de presentar un alto porcentaje en volumen de *G. argenteus*, que además aparece en muchos estómagos, por lo que provoca la reducción tanto de la amplitud de dieta en volumen como del sesgo en la estima.

A parte del sesgo de las amplitudes de dieta en volumen, para el rango de 9 a 17 cm observamos como la amplitud en volumen es mucho mayor que en número, y que en este último caso se obtienen valores muy similares en los tres primeros trimestres, mientras el cuarto presenta una dieta con una amplitud significativamente mayor (intervalos de confianza no solapados). Esta diferencia se debe a que en los tres primeros trimestres alrededor de un 60% o más de la dieta en

número está constituida por eufausiáceos, mientras que en el 4° éstos sólo constituyen el 36.5 % y aparecen también de forma destacable los misidáceos (21%).

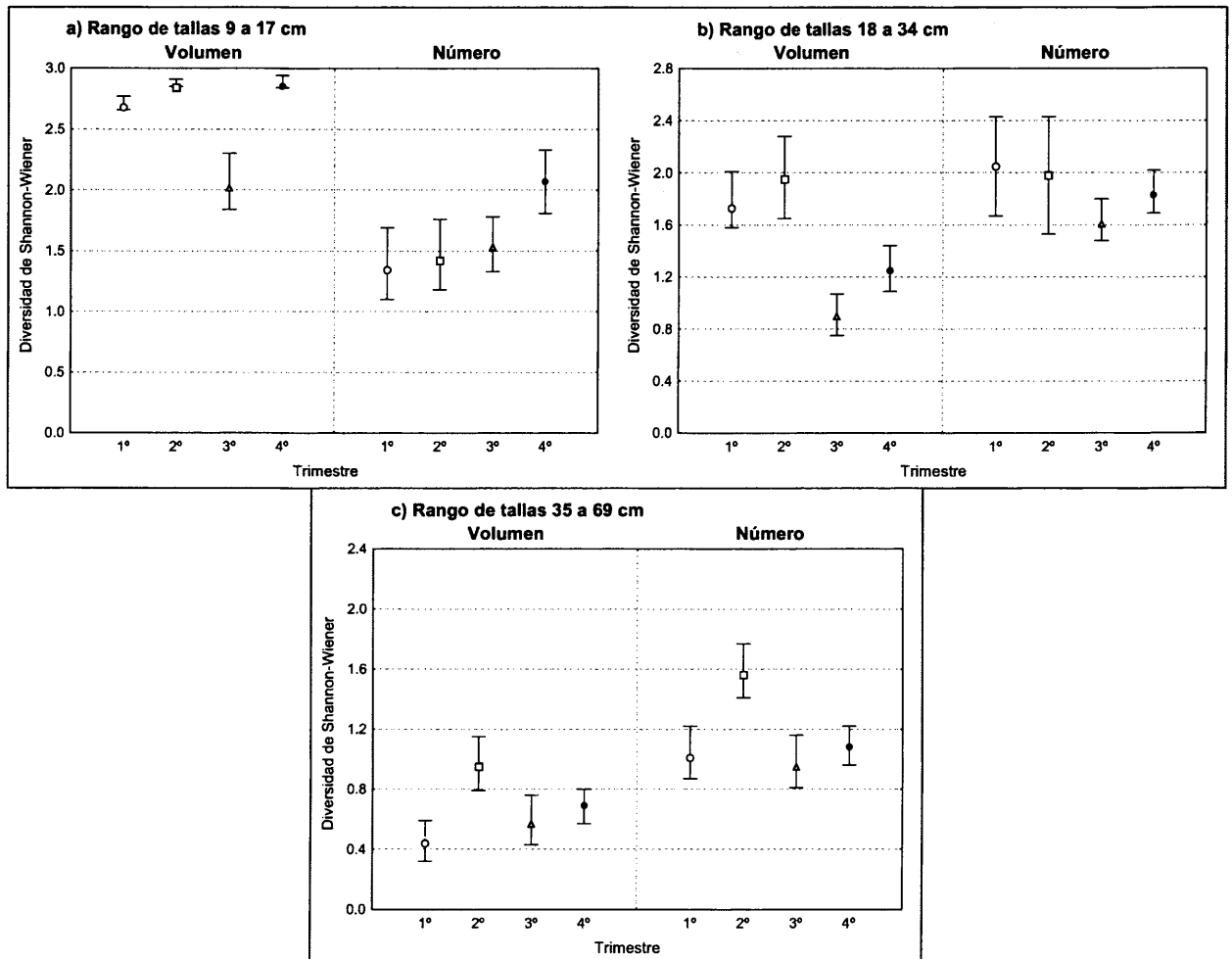


Figura 47. Índices de diversidad por trimestre de las dietas en volumen y número a) rango de 18 a 35 cm, b) rango de 35 a 69 cm. Intervalos de confianza al 95% estimados mediante bootstrap con corrección del sesgo (1 000 réplicas).

En el rango de 18 a 35 cm se observa una menor discrepancia en la variabilidad trimestral de las amplitudes de dieta en volumen y número: con ambos índices se obtiene una mayor amplitud de dieta en los dos primeros trimestres, un marcado descenso en el tercero y una ligera recuperación en el cuarto. Las diferencias son mayores en el caso del volumen que en el número, donde todos los intervalos de confianza están solapados. Estos resultados se explican por el aumento del porcentaje de bacaladilla y el descenso de jurel y los invertebrados en los dos últimos trimestres. Finalmente en el rango de tallas mayores hay una mayor amplitud de dieta en el segundo trimestre, reflejando al igual que en el rango de tallas anterior la menor importancia de *M. poutassou* en este trimestre comparado con los demás.

En la Tabla 38 se observa como la presa principal de la merluza hasta 17 cm son los eufausiáceos en todos los trimestres, con algunas otras presas que se incluyen dentro de esta categoría de presas principales en el caso del índice MFI, que al dar más peso al porcentaje en volumen también sitúa como presas principales *G. argenteus* en el 1^{er}, 3^{er} y 4^o trimestre, la merluza en el 2^o y la gamba *C. crassicornis* en el primero. Los peces indeterminados también son una presa principal en el 2^o y el 4^o trimestre. Las presas secundarias obtenidas según el IRI son únicamente el marujito en el 3^{er} trimestre y los peces y gambas indeterminadas en el 4^o. En el caso del MFI la amplitud de la dieta en volumen de este rango de tallas se refleja en el gran número de presas secundarias, incluyendo según los trimestres varias especies de gambas, misidáceos, *Allotheuthis*, góbidos o *E. dentatus*.

Tabla 38. Clasificación de las presas de la merluza por trimestre y rango de tallas según el criterio de Rosecchi y Nouaze (1985). (indet.: Indeterminados)

9-17 cm		1 Trimestre	2 Trimestre	3 Trimestre	4 Trimestre
Principales Hasta 50%	IRI	Euphausiacea indet..	Euphausiacea indet.	Euphausiacea indet.	Euphausiacea indet.
	MFI	Euphausiacea indet.. <i>G. argenteus</i> , <i>C. crassicornis</i>	Euphausiacea indet.. Pisces <i>M. merluccius</i>	indet.. <i>G. argenteus</i> , indet. Euphausiacea indet..	Pisces indet.. Euphausiacea indet.. Natantia indet.. <i>G. argenteus</i>
	IRI	-	-	<i>G. argenteus</i>	Pisces indet.. Natantia indet..
	MFI	<i>S. membranacea</i> , <i>Processa</i> spp., <i>G. macrophthalmus</i> , <i>Alloteuthis</i> spp. Natantia indet.	<i>L. typicus</i> , Natantia indet., <i>G. argenteus</i> , Mysidacea indet., <i>E. dentatus</i> , <i>C. crassicornis</i> , Gobiidae indet.	Pisces indet., <i>G. macrophthalmus</i> , <i>M. merluccius</i>	<i>C. crassicornis</i> , <i>S. arctus</i> , Mysidacea indet., Gobiidae indet., <i>Processa</i> spp. <i>Alloteuthis</i> spp.
Accesorias	IRI	Resto	Resto	Resto	Resto
	MFI	Resto	Resto	Resto	Resto
18-34 cm		1 Trimestre	2 Trimestre	3 Trimestre	4 Trimestre
Principales Hasta 50%	IRI	Peces indet., <i>T. trachurus</i> , <i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i> , <i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>
	MFI	Peces indet.. <i>T. trachurus</i> <i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i> , <i>M. poutassou</i> Peces indet.. <i>T. trachurus</i> , <i>C. crassicornis</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>
	IRI	<i>M. poutassou</i>	Pisces indet..	-	-
	MFI	Euphausiacea indet.. <i>G. argenteus</i>	<i>S. pilchardus</i> , Euphausiacea indet., Natantia indet., <i>Processa</i> spp., <i>S. membranacea</i>	Pisces indet..	Pisces indet..
Accesorias	IRI	Resto	Resto	Resto	Resto
	MFI	Resto	Resto	Resto	Resto
35-69 cm		1 Trimestre	2 Trimestre	3 Trimestre	4 Trimestre
Principales Hasta 50%	IRI	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>
	MFI	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>
Secundarias Hasta 75%	IRI	-	-	-	-
	MFI	-	Peces indet..	-	-
Accesorias	IRI	Resto	Resto	Resto	Resto
	MFI	Resto	Resto	Resto	Resto

En el rango de tallas de 18 a 34 cm ya se observa la mayor importancia de los peces, que son las presas principales en todos los trimestres menos en primavera, en la que también aparecen los eufausiáceos con el IRI y el *C. crassicornis* con el MFI. La bacaladilla es la presa principal en todos los trimestres menos el 1^o en el que jurel y los peces indeterminados destacan por encima de esta

especie, que es presa secundaria en el caso del IRI. En el 2° trimestre además de la bacaladilla encontramos como presas principales al jurel y la gamba *C. crassicornis*. Las menores amplitudes de dieta del 3er y el 4° trimestres se reflejan en que la única presa principal es la bacaladilla con ambos índices, y como secundarias sólo aparecen los peces indeterminados en el caso del MFI. En el segundo trimestre y utilizando el MFI para definir las presas secundarias aparece además la sardina y varios taxones presa de crustáceos.

Por último en el rango de tallas mayor, de 35 a 69 cm, la importancia de la bacaladilla como presa de la merluza se refleja en todos los trimestres, ya que es la presa principal y ocuparía también todo el rango de las secundarias (hasta el 75%) en todos los trimestres y con ambos índices a excepción una vez más del segundo trimestre, en el que aparecen los peces indeterminados como presa secundaria, pero hay que recordar que este taxón-presa también incluiría a aquellos *M. poutassou* que por su avanzado estado de digestión no se pudieran identificar como tales.

4.3 Discusión

4.3.1 Porcentaje de vacuidad, volumen estomacal y V%BW medios

Tal y como se ha expuesto en las correspondientes secciones de resultados, tanto el porcentaje de vacuidad como el volumen estomacal y el V%BW medios indican una mayor intensidad de alimentación en el segundo trimestre para los individuos mayores de 30-34 cm. Este hecho podría estar relacionado con la recuperación de la puesta, que en la zona de estudio se extiende desde diciembre hasta abril, con un máximo de hembras en postpuesta en el segundo trimestre (Alcázar *et al.*, 1983; Pérez y Pereiro, 1985). Esta hipótesis, ya apuntada por Hickling (1927), se ve reforzada por los resultados de este trabajo tal y como ya se expuso en Velasco & Olaso (1998a), ya que este aumento de la intensidad de alimento se produce a partir de los 30-40 cm, tallas en las que se produce la primera madurez de los machos en el stock sur de merluza (Pérez y Pereiro, 1985; Piñeiro & Saínza, 2003).

Tal y como se comenta en Velasco & Olaso (1998a) sería esperable que este incremento de la intensidad de alimentación con el ciclo reproductivo de la merluza se produjese en tallas menores en los machos que en las hembras, dado que la talla de primera maduración de éstas es mayor que la de los machos; sin embargo el tamaño de las muestras disponibles no permite establecer conclusiones al respecto. Por otra parte, esta hipótesis también explicaría la mayor intensidad de alimentación (mayor TFI) encontrada por Bozzano *et al.* (1997) en el Mediterráneo en verano, ya

que en esta zona la época de puesta termina en el mes de junio, con lo que la recuperación del periodo de puesta debería producirse en verano.

Por el contrario, este patrón de alimentación estacional es distinto del encontrado por Bowman (1984) en *M. bilinearis*, la cual tiene una mayor intensidad de alimentación antes de la puesta, se alimenta menos durante la misma y luego vuelve a incrementar su intensidad de alimentación aunque sin llegar a los valores de antes de la puesta.

El otro patrón destacable en cuanto a intensidad de alimentación es el detectado en los individuos juveniles (18-26 cm, sin que los datos disponibles permitan conocer lo que ocurre entre los 27 y los 29 cm), en los que, al contrario que en los individuos mayores, se aprecia una mayor intensidad de alimentación en el tercer y el cuarto trimestre. Este aumento de intensidad de alimentación podría deberse a la mayor disponibilidad de bacaladillas de un tamaño adecuado como presa para este rango de talla de merluza, así según Sánchez (1993) la bacaladilla es más abundante en el Mar Cantábrico en otoño, época en la que además se encuentran dos modalidades destacables, una de 14-17 cm correspondiente a la edad 1 y otra de 19 a 21 cm que corresponde a la edad 2; mientras que en primavera en el Cantábrico encontramos una gran moda de 18 a 23 cm que ocupa la plataforma a profundidades de más de 100 m, y un pequeño grupo de edad 0 (7-11 cm) muy localizado a menos de 100 m de profundidad. Según la relación entre la talla de la merluza y la talla máxima de presa (Sección 3.2.4.10, Pág. 96) las bacaladillas de 18 cm o mayores sólo las podrían preñar las merluzas de 23-24 cm, con lo que en el segundo trimestre tendríamos una menor abundancia de bacaladillas que además estarían en el límite del rango de tallas que puede ser predado por la mayoría de las merluzas entre 18 y 26 cm, mientras que en el tercer y el cuarto trimestre tendríamos una mayor abundancia de bacaladillas, que además son de menor tamaño.

4.3.2 Variación en la composición de la dieta

Según se ha visto en el capítulo anterior la merluza europea va especializando su dieta con la talla, pasando de una dieta más variada y oportunista, con una parte destacable de presas bentónicas, en las tallas menores a una dieta claramente ictiófaga, centrada en peces semipelágicos o pelágicos en las tallas mayores. Esta creciente especialización se refleja en la variación estacional de la dieta, de forma que las principales variaciones estacionales se dan en las tallas menores e intermedias, mientras que las tallas mayores, más especializadas, varían relativamente poco su composición de dieta.

La relativamente escasa información disponible sobre las variaciones estacionales de la mayoría de las presas de la merluza, no permite, una comparación detallada entre la abundancia de presas en el medio y su importancia en la dieta de la merluza; pero como se verá tanto en la variación batimétrica como en la geográfica, gran parte de la variabilidad en la composición de la dieta se debe a la disponibilidad, es decir la variabilidad en la abundancia, de presas adecuadas para la merluza, sobre la que se superpone el requerimiento de alimento de la merluza, es decir su voracidad. Así la mayor presencia de bacaladilla en el segundo trimestre en la dieta de las merluzas intermedias (18–34 cm) parece estar relacionada con la mayor disponibilidad en el medio tanto de la bacaladilla en si como de individuos de tallas adecuadas para la merluza. También en estos mismos trimestres se encuentra una mayor incidencia del canibalismo en las merluzas mayores de 18 cm, lo que también parece claramente relacionado con que el reclutamiento al fondo de las cariocas se produce a finales del verano comienzo del otoño, época en la que se producen las mayores abundancias de reclutas (Sánchez, 1993).

Otro ejemplo de la influencia de la disponibilidad de las presas en la composición de la dieta es la aparición de caballa en el tercer trimestre en los estómagos de las merluzas de 18 a 34 cm que coincide asimismo con la aparición de los individuos de edad 0 de esta especie en el norte de Galicia (Villamor *et al.*, 1997). Su falta en el cuarto trimestre en este rango de tallas podría deberse a que, por su rápido crecimiento (alcanzan los 22 cm al final del año de su nacimiento, obra citada) y su ciclo migratorio, quedarían rápidamente fuera del rango de presas que las merluzas de esta talla pueden capturar.

La importancia de la disponibilidad de las presas en la composición de la dieta de la merluza también ha sido apuntada por Trenkel *et al.* (2005) cuyos resultados sugieren un cambio estacional y espacial en las presas de merluza (bacalao y merlán) en función de la abundancia de los recursos disponibles. Estos autores destacan asimismo que las interrelaciones de los tres gádidos estudiados (merluza, bacalao y merlán) están limitadas por la talla, el espacio y el comportamiento estacional de los predadores, sin embargo ninguno de estos dos gádidos es frecuente en la zona de estudio, lo que libra a la merluza de especies que compitan por el alimento con ella de la forma en que lo hacen estas especies más al norte.

También Preciado *et al.* (2006), estudiando la importancia de los peces forraje en la dieta de la comunidad de peces demersales del sur del Golfo de Vizcaya, encuentran evidencias de correlación entre la abundancia de las presas en el medio (estimada por los índices de abundancia en las campañas de arrastre) y en la dieta de los predadores estudiados (entre los que destaca la merluza),

y explican las principales discrepancias encontradas por que o bien las altas abundancias de las presas corresponden a rangos de talla distintos de los habitualmente predados por las especies estudiadas, bien simultáneamente se produjo un bloom de alguna presa alternativa.

Por otra parte, esta combinación de abundancia en el medio de las presas preferentes de la merluza y el requerimiento de alimento explicaría los cambios en la amplitud de dieta, así la mayor amplitud de dieta en los individuos de 28 a 34 cm en el primer y el segundo trimestre podría estar relacionada con que, al haber en el medio una menor abundancia de bacaladilla, la merluza se ve obligada a capturar otras presas. La mayor importancia de la bacaladilla en las merluzas de tamaño medio pequeño durante el otoño también ha sido descrita en merluzas de 20 a 24 cm y de 25 a 29 cm por Olaso (1990); quien también destaca el comportamiento más ictiófago, en otoño que en primavera, de los reclutas/juveniles (<19 cm).

Una diferencia destacable respecto a los resultados encontrados por Olaso (1990), es la gran importancia de la anchoa como presa, en primavera y especialmente en otoño, de las merluzas menores de 25 cm, mientras que en el presente estudio la anchoa, aunque es predada por las merluzas menores de 35 cm, lo es en pequeño porcentaje. Sin embargo hay que tener en cuenta que la gran variabilidad en la importancia de la anchoa en la dieta de la merluza ya fue descrita por Olaso *et al.* (1994), quienes estudiando la influencia de la anchoa y la bacaladilla en la dieta de la merluza con datos de otoño en varios años, encuentran importantes variaciones en la abundancia de anchoa en la dieta de la merluza, diferencias que explican por las variaciones en la abundancia y reclutamiento de esta presa, al tiempo que señalan la especial importancia de la edad 0 de anchoa (siempre menor de 13 cm, aunque es variable de año en año, Villamor com. pers. Instituto Español de Oceanografía, Santander), que es la que preda principalmente la merluza (ver Figura 36). También hay que tener en cuenta que el trabajo de Olaso (1990) está centrado en el Mar Cantábrico, y no cubre la zona de Galicia en la que las abundancias de anchoa son menores como se verá en el capítulo siguiente al estudiar la variabilidad geográfica. En cualquier caso las variaciones encontradas en el presente trabajo también responden a la diferente abundancia estacional y las migraciones de esta especie (Uriarte *et al.*, 1996), siendo más abundante como presa en el segundo y el cuarto trimestres, cuando es más abundante en la zona, teniendo en cuenta que la escasa importancia en el tercer trimestre puede estar relacionada con el hecho de que la mayoría de los muestreos en este trimestre fueron realizados en la zona norte de Galicia, en la que la anchoa no es muy abundante.

También es interesante comentar que, en las de campañas de arrastre realizadas en el Cantábrico, el índice de diversidad (de Shannon-Wiener) de la fauna de peces también muestra valores mayores en primavera respecto al otoño en el estrato de profundidad de 151–250 m, debido en gran parte a la gran abundancia de la bacaladilla en el otoño y a su dominancia en este rango de profundidades (Sánchez, 1993). Todo ello indica asimismo la ya comentada importancia de la bacaladilla y su abundancia en el medio en la dieta de la merluza.

En el caso de las merluzas mayores de 35 cm, la amplitud de dieta es significativamente mayor únicamente en el segundo trimestre, lo que se podría deber a una combinación entre la ya citada menor disponibilidad de bacaladilla y el requerimiento de una mayor intensidad de alimentación debido a la necesidad de recuperarse del gasto energético de la puesta, que haría que la merluza sea más voraz y menos selectiva en su búsqueda de presas.

4.4 Conclusiones

- Los reclutas, los menores de 18 cm, son los que presentan una mayor variabilidad estacional en la composición de su dieta, con mayor consumo de crustáceos en el invierno e incremento de los peces en el resto del año.
 - Entre los individuos juveniles, de 18 a 26 cm, la mayor intensidad de alimentación se produce entre el tercer y el cuarto trimestre, cuando los reclutas de bacaladilla entran en la zona de estudio.
 - En Galicia y el Mar Cantábrico el canibalismo tiene una mayor incidencia entre los predadores de 9 a 35 cm, su importancia es escasa durante el invierno, siendo mucho más destacable a partir de la primavera-verano, cuando comienza el reclutamiento.
 - El canibalismo tiene una importancia reducida en la merluza europea en el Mar Cantábrico, superando el 10% del porcentaje en volumen sólo en el segundo trimestre del año entre las merluzas menores de 18 cm.
 - Estacionalmente en la merluza mayor de 30–35 cm se detecta una mayor intensidad de alimentación después de la época de puesta (1^{er} trimestre en Galicia-Cantábrico), que también se refleja en una mayor amplitud de dieta, atribuible a la mayor voracidad y la menor selectividad en la búsqueda de presas.
-

- Estas tallas de merluza, mayores de 35 cm, se alimentan principalmente de bacaladilla a lo largo de todo el año, presentando por ello una menor amplitud de dieta que los individuos menores.
 - La mayor amplitud de dieta de las merluzas mayores de 35 cm en el segundo trimestre parece ser una combinación de la menor disponibilidad de bacaladilla y el requerimiento de una mayor intensidad de alimentación debido a la recuperación de la puesta.
 - A tenor de la información disponible sobre la variabilidad en la abundancia estacional de los taxones presa, se observa una relación positiva entre la composición de la dieta y la disponibilidad de presas principales adecuadas para la merluza dentro de cada rango de tallas. En esta adecuación las interrelaciones talla predador talla presa juegan un importante papel.
-

Capítulo 5 Variación batimétrica y geográfica de la dieta

5.1 Material y métodos

5.1.1 Variación batimétrica

En el estudio de la variación batimétrica se emplean todos los datos disponibles, excepto para el estudio de la variación de la regurgitación por estratos de profundidad en el que sólo se utilizan los datos de los muestreos en barcos comerciales (años 1993 y 1994, por ser los únicos que conservan el porcentaje real de regurgitados, ver Sección 2.2), y para el estudio de la variación del porcentaje de vacuidad en el que sólo se utilizarán los datos posteriores a 1992 en los que se examinó la vesícula biliar como criterio para valorar la posible regurgitación.

Los estratos de profundidad se eligieron siguiendo los definidos por Olaso (1990) y Sánchez (1993). Olaso (1990) estudiando las comunidades de invertebrados de los fondos blandos del Cantábrico, define cinco agrupaciones batimétricas: Costera (<90 m), Principio de plataforma (90-140 m), Plataforma (140-300 m), Principio de talud (300-500 m) y Talud (>500 m). Por otra parte, Sánchez (1993) estudió las comunidades de peces en estos mismos fondos y encontró unas agrupaciones muy similares: Costera (30-90 m), Media (91-150 m), Exterior (151-250 m), Borde (251-400 m) y Talud (401-650 m); aunque como se puede ver existen algunas diferencias en los límites batimétricos concretos. En el presente trabajo, dado el carácter predominantemente ictiófago de la merluza, se optó por los límites definidos por Sánchez (1993) basados en las comunidades de peces. Además se añadió un estrato adicional de profundidad para englobar los 458 estómagos muestreados a más de 650 m, hasta el máximo de 837 m.

Tabla 39. Distribución por estratos de profundidad y rangos de talla de los estómagos utilizados en el estudio de la variación batimétrica de la dieta. (Vac.: vacíos; Llen: llenos; y Reg: Regurgitados)

	≤ 90 m			91-150 m			151-250 m			251-400 m			401-650 m			>650 m			Total
	Vac.	Llen.	Reg.	Vac.	Llen.	Reg.	Vac.	Llen.	Reg.	Vac.	Llen.	Reg.	Vac.	Llen.	Reg.	Vac.	Llen.	Reg.	
T9	8	13	3	181	172	39	280	274	84	40	48	12							1154
T12	33	45	6	254	326	67	286	349	140	31	52	12							1601
T15	35	30	9	205	260	67	134	108	61	13	4	11							937
T18	24	38	4	147	190	61	71	58	35	3		2							633
T21	35	29	1	109	109	58	52	53	37	4	4	4							495
T24	23	27	3	100	105	42	65	67	39	9	12		1						493
T27	35	30	8	74	118	36	94	85	53	31	25	5	5	1	1				601
T30	38	36	10	130	185	71	161	187	110	79	94	32	35	22	6				1196
T35	18	23	5	132	136	69	157	147	85	183	208	60	140	107	24	6	9	2	1511
T40	2	2	1	100	82	53	116	88	50	305	272	112	352	293	106	36	30	8	2008
T45	1	1	5	71	63	41	83	41	31	185	167	73	305	209	101	63	35	12	1487
T50	3	2	1	41	49	22	55	38	29	67	55	21	171	118	81	56	48	15	872
T55	2	3		26	32	16	48	24	9	62	36	18	102	44	41	43	27	12	545
T60	1			10	19	9	29	17	5	17	12	14	47	24	20	14	26	7	271
T70				4	2	1	2		3	5	1	7	3	7	4	4	2	3	48
Total	258	279	56	1584	1848	652	1633	1536	771	1034	990	383	1160	826	384	222	177	59	13852

La distribución en la muestra de estómagos llenos, vacíos y regurgitados por rangos de talla y estrato de profundidad se resumen en la Tabla 39. Como se puede ver, debido a la variación de la abundancia con la profundidad, ciertos rangos de talla están muy poco representados en algunos estratos, por ello, y al igual que en el caso de la variación estacional, se consideran distintos rangos de talla en función de los aspectos a estudiar.

5.1.2 Variación geográfica

En el estudio de la variación geográfica se utilizan los datos obtenidos durante las campañas de evaluación de recursos demersales entre los años 1990 y 1996. No se han incluido los estómagos analizados en los barcos comerciales porque estos sólo se realizaron en puertos de Cantabria y Asturias, con lo que el muestreo no cubre de forma uniforme el área estudiada. Además, las campañas se realizaron siempre en otoño y los embarques en comerciales a lo largo de todo el año, con lo que se consideró más adecuado ceñirse a las campañas, con un diseño de muestreo que contempla la zonación geográfica como una de las variables a estudiar. Los sectores estudiados (Figura 48) son los utilizados en estas campañas oceanográficas, en las cuales se divide la plataforma del norte de Galicia y el Cantábrico en:

- **Sector 1:** Galicia entre Finisterre y Estaca de Bares, desde los 7° 40' W hacia el oeste, y hasta los 43° 00' N como límite sur. Galicia norte.
- **Sector 2:** zona entre Estaca de Bares y Cabo Peñas (7° 40' W a 6° 00' W). Cantábrico Occidental
- **Sector 3:** zona entre Cabo Peñas y Cabo Ajo (6° 00' W a 3° 30' W). Cantábrico Central.
- **Sector 4:** zona de Cabo Ajo a la desembocadura del Bidasoa y frontera con Francia (3° 30' W a 2° 00' W). Cantábrico Oriental.

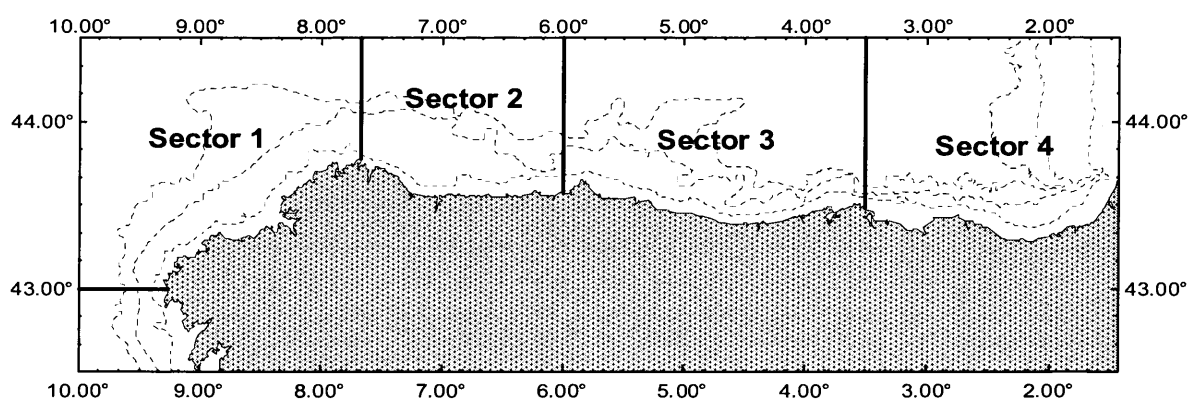


Figura 48. Mapa con los sectores geográficos utilizados en el estudio de la variación geográfica.

La Tabla 40 muestra la distribución de estómagos llenos, vacíos y regurgitados por rango de talla y sector geográfico. Las diferencias en cuanto a porcentaje de vacuidad, volumen medio y V%BW se estudian sólo con los datos de 1993 en adelante por el problema de la regurgitación, mientras que las diferencias en la composición de la dieta se estudian con los datos de todos los años. Debido al diferente tamaño de muestra por rango de talla, y a la escasez de datos de ejemplares mayores de 40 cm, se utilizan distintos rangos de talla en los distintos apartados.

Tabla 40. Distribución por sector geográfico y rango de talla de los estómagos utilizados en el estudio de la variación geográfica de la dieta. (Vac.: vacíos; Llen: llenos; Reg: Regurgitados y Tot: Total)

	Sector 1				Sector 2				Sector 3				Sector 4				Total
	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	
T9	209	190	47	446	122	125	51	298	144	166	24	334	32	24	16	72	1150
T12	201	262	72	535	158	184	72	414	151	218	51	420	88	102	27	217	1586
T15	96	104	42	242	63	88	36	187	96	81	37	214	110	98	26	234	877
T18	49	73	24	146	46	52	27	125	43	58	25	126	71	59	18	148	545
T21	45	36	23	104	29	25	25	79	39	50	27	116	54	47	16	117	416
T24	20	30	8	58	30	44	19	93	37	45	23	105	66	38	21	125	381
T27	18	46	20	84	28	39	19	86	33	25	17	75	82	59	29	170	415
T30	75	86	69	230	42	41	34	117	46	31	15	92	72	70	49	191	630
T35	70	89	51	210	26	32	30	88	31	17	12	60	51	44	26	121	479
T40	40	35	28	103	26	14	12	52	46	15	17	78	30	17	29	76	309
T45	13	8	4	25	10	1	5	16	37	22	16	75	8	4	13	25	141
T50	3	3	3	9	3	1	1	5	14	7	9	30	7	4	1	12	56
T55	3	1	4	8	1	2		3	6	5	2	13	7	4	3	14	38
T60		1	1	2		1		1	2			2	2			2	7
T70	1		1	2							1	1					3
Total	843	964	397	2204	584	649	331	1564	725	740	276	1741	680	570	274	1524	7033

5.2 Resultados

5.2.1 Variación batimétrica del porcentaje de regurgitados

Para el estudio de la variación de la regurgitación con la profundidad se han utilizado los datos de los barcos comerciales y los rangos de talla entre los cuales no existe una variación estadísticamente significativa según los resultados obtenidos en la Sección 3.2.2.1.

En la Tabla 41 y la Figura 49 se observan patrones diferentes en los distintos rangos de talla; así en el rango de tallas menores (9-34 cm) observamos que la regurgitación es más frecuente en el estrato de 91 a 150 m que en los demás, pero no hay un patrón claro y la muestra en el estrato de menos de 90 m es muy escasa. Sin embargo, en los dos rangos de tallas siguientes parece haber un descenso de la regurgitación con la profundidad, aunque cuando excluimos el estrato de 91 a 150 m, en el que se detectan los mayores porcentajes de regurgitados, las diferencias dejan de ser estadísticamente significativas ($p(\chi^2_3) = 0.25$ entre 35 y 39 cm, y $p(\chi^2_2) = 0.58$ entre 40 y 44 cm).

La excepción al alto porcentaje de regurgitación en el estrato de 91-150 m se da en el rango de tallas mayores (45-69 cm), en el que las diferencias entre estratos no siguen un patrón claro y

dejan de ser significativas cuando excluimos el estrato con la menor incidencia de regurgitación, paradójicamente el más profundo.

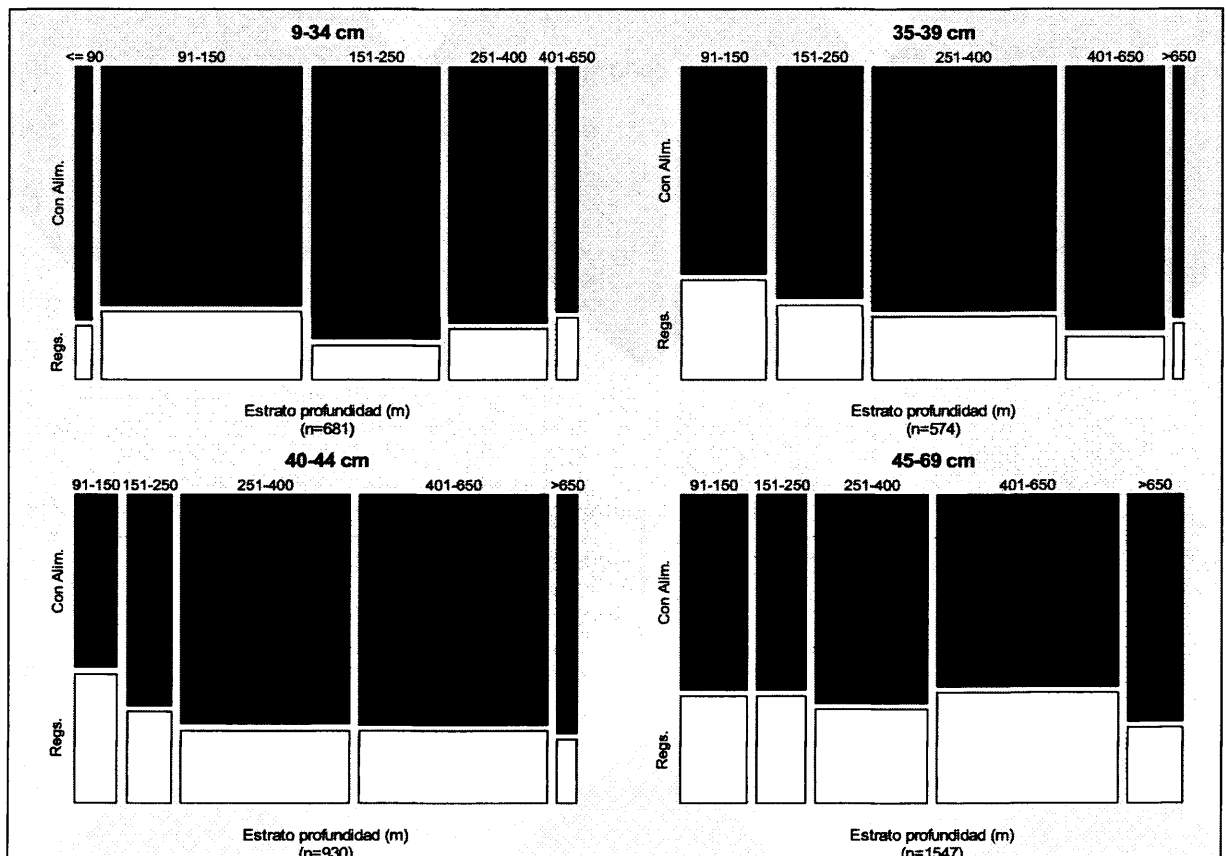


Figura 49. Variación batimétrica de la proporción entre estómagos regurgitados (Regs) y con alimento (Con Alim.) por rango de tallas y estrato. La anchura de las barras verticales es proporcional al tamaño de muestra en el estrato batimétrico. Se representan sólo las combinaciones de rango/estrato con tamaño muestra (n) mayor de 10.

Asimismo, cuando estudiamos la variación batimétrica en el total de la distribución de tallas (últimas dos columnas de la Tabla 41), no hallamos un patrón de variación que podamos relacionar con la profundidad, ya que dos rangos alternos tienen los mayores porcentajes de vacuidad (91-150 m y 401-650 m), mientras que en el estrato con el porcentaje menor, la práctica totalidad de la muestra pertenece al rango de tallas menores con una regurgitación más baja.

Tabla 41. Variación del porcentaje de regurgitados por rango de tallas y estrato de profundidad junto con probabilidad de la prueba de χ^2 para la comparación entre estratos dentro de cada rango de tallas. (n : número de individuos, %Reg: porcentaje de regurgitados, p (Yates): probabilidad de la prueba de χ^2 aplicando la corrección de Yates).

Prof. (m)	9-34 cm		35-39 cm		40-44 cm		45-69 cm		Total	
	n	% Reg.	n	% Reg.	n	% Reg.	n	% Reg.	n	% Reg.
≤ 90	23	17.4	0		0		1		24	20.8
91-150	296	22.0	105	32.4	84	42.9	220	35.5	705	30.2
151-250	188	11.2	107	24.3	89	30.3	163	35.6	547	24.1
251-400	144	16.7	229	20.5	340	24.1	376	31.1	1089	24.8
401-650	30	20.0	122	13.9	379	24.0	605	36.5	1136	29.5
>650	0		11	18.2	38	21.1	182	25.3	231	24.2
$p(\chi^2_4)$	0.051		0.018		0.005		0.047		$p(\chi^2_5) = 0.019$	
p (Yates)	0.072		0.031		0.009		0.064		0.027	

5.2.2 Variación batimétrica del porcentaje de vacuidad

Para el estudio de la variación del porcentaje de vacuidad con la profundidad se han utilizado los rangos de talla definidos en la Sección 3.2.2.2 y los datos obtenidos en los muestreos en barcos comerciales y en campañas posteriores a 1992, dando la distribución de estómagos mostrada en la Tabla 42.

Tabla 42. Variación del porcentaje de vacuidad por rango de tallas y estrato de profundidad junto con probabilidad de la prueba de χ^2 para la comparación entre estratos dentro de cada rango de tallas. (n: número de individuos, %Vac: porcentaje de vacuidad, p(Yates): probabilidad de la prueba de χ^2 aplicando la corrección de Yates).

Prof. (m)	9-20 cm		21-29 cm		30-39 cm		40-49 cm		50-59 cm		>=60 cm		Total	
	n	% Vac.	N	% Vac.	n	% Vac.	n	% Vac.	n	% Vac.	n	% Vac.	n	% Vac.
≤ 90	179	35.8	114	51.8	96	37.5	11	18.2	10	50.0	0	-	410	40.5
91-150	1478	39.0	612	36.9	635	35.4	390	40.8	183	35.5	45	31.1	3343	37.8
151-250	1599	39.9	480	37.1	795	36.7	388	47.9	195	50.3	55	54.5	3512	40.5
251-400	206	38.3	93	47.3	646	40.1	1106	43.8	256	50.4	56	39.3	2363	43.0
401-650	0	-	8	62.5	334	52.4	1363	48.1	556	48.9	105	47.6	2366	48.9
>650	0	-	0	-	17	35.3	184	53.8	201	49.3	56	32.1	458	48.5
p(χ^2)	0.725 ⁽¹⁾		0.006 ⁽¹⁾		0.000 ⁽²⁾		0.008 ⁽²⁾		0.013 ⁽²⁾		0.050 ⁽²⁾		0.000 ⁽³⁾	
p(Yates)	0.775 ⁽¹⁾		0.010 ⁽¹⁾		0.000 ⁽²⁾		0.011 ⁽²⁾		0.018 ⁽²⁾		0.097 ⁽²⁾		0.000 ⁽³⁾	

*: excluido del análisis de χ^2 por $n < 30$; (1) Grados de libertad = 3; (2) G.L. = 4; (3) G.L. = 5

En la Figura 50 observamos que no parece existir un patrón general del porcentaje de vacuidad con la profundidad, en los rangos de tallas de 9-20 cm, 30-39 cm y 40-49 cm parece que aumente con la profundidad, pero en el resto de los rangos de tallas no hay un patrón claro, y además las diferencias encontradas en el rango menor no son estadísticamente significativas (Tabla 42), y en el rango de 30 a 39 cm también dejan de serlo si se excluye el estrato de 401 a 650 m ($p(\chi^2_3) = 0.36$). Para el total de la distribución de tallas sí que, claramente, el porcentaje de estómagos vacíos aumenta con la profundidad sin diferencias significativas entre los tres estratos de menor profundidad y entre los dos de más profundidad ($p(\chi^2_2) = 0.07$ y $p(\chi^2_1) = 0.87$ respectivamente). Sin embargo, y dado que el porcentaje de vacuidad está relacionado con la talla, y las tallas no se distribuyen de forma uniforme por profundidades, esta conclusión no debe tomarse como un hecho relacionado con la profundidad en si, sino más bien con la preferencia de las merluzas de tallas mayores a habitar a más profundidad.

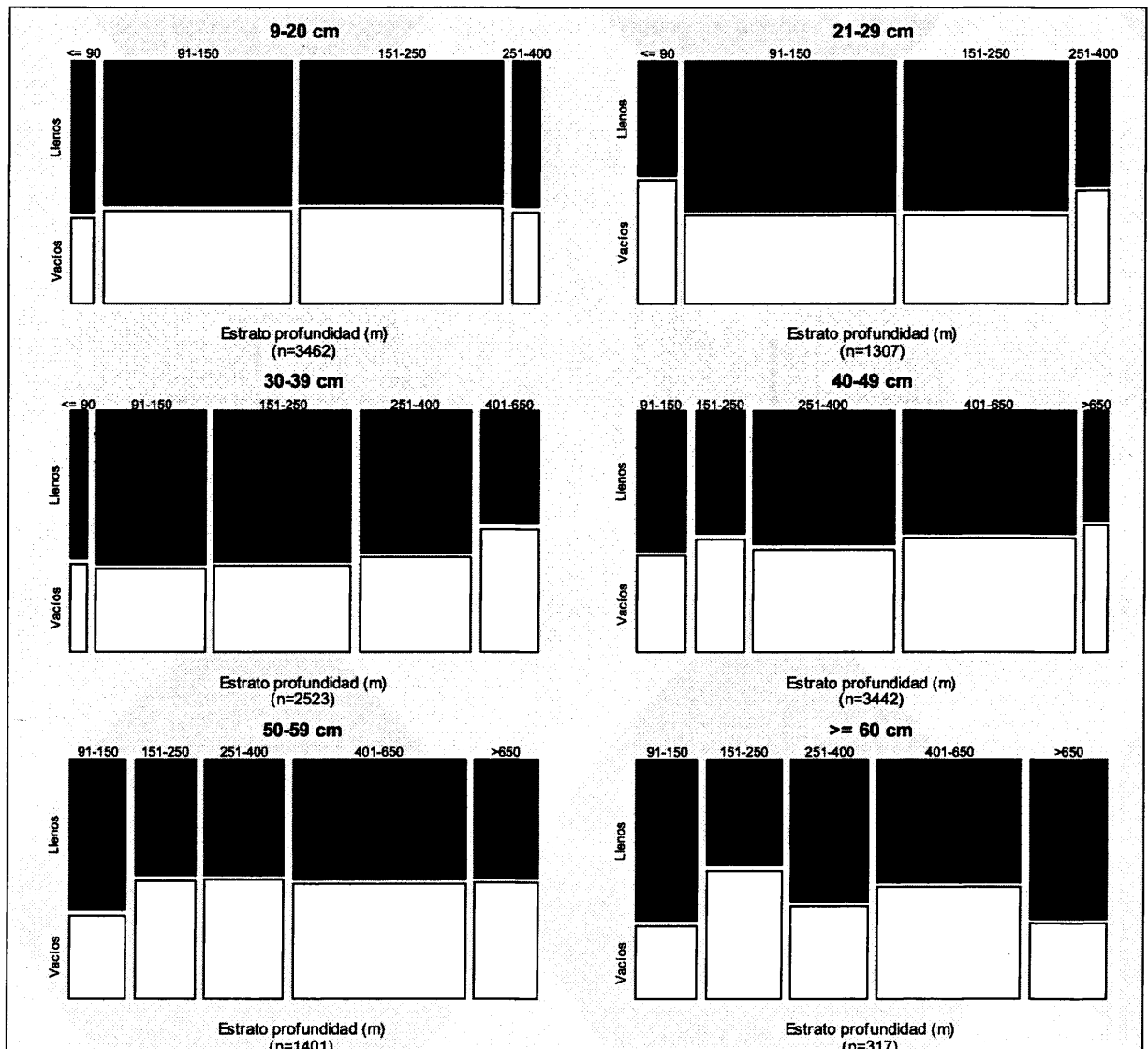


Figura 50. Variación batimétrica de la proporción entre estómagos vacíos y llenos por rango de tallas y estrato. La anchura de las barras verticales es proporcional al tamaño de muestra en el estrato batimétrico. Se representan sólo las combinaciones de rango/estrato con tamaño muestra (n) mayor de 30.

5.2.3 Variación del volumen estomacal y el V%BW medios

En el estudio de la variación del volumen estomacal medio por estratos de profundidad sólo se incluyen las combinaciones de rango de talla y estrato con más de 30 estómagos con alimento. Como se puede observar en la Figura 51, al igual que en el caso de la vacuidad, no existe un patrón claro de variación batimétrica del volumen estomacal medio, en los individuos menores de 20 cm (hasta el rango T18 incluido) no hay prácticamente variaciones entre los estratos en que aparecen. A partir del rango T21 y hasta el T30 se encuentra un mayor contenido estomacal medio en el estrato de 151 a 250 m, hecho ya adelantado por el menor porcentaje de vacuidad encontrado en este estrato.

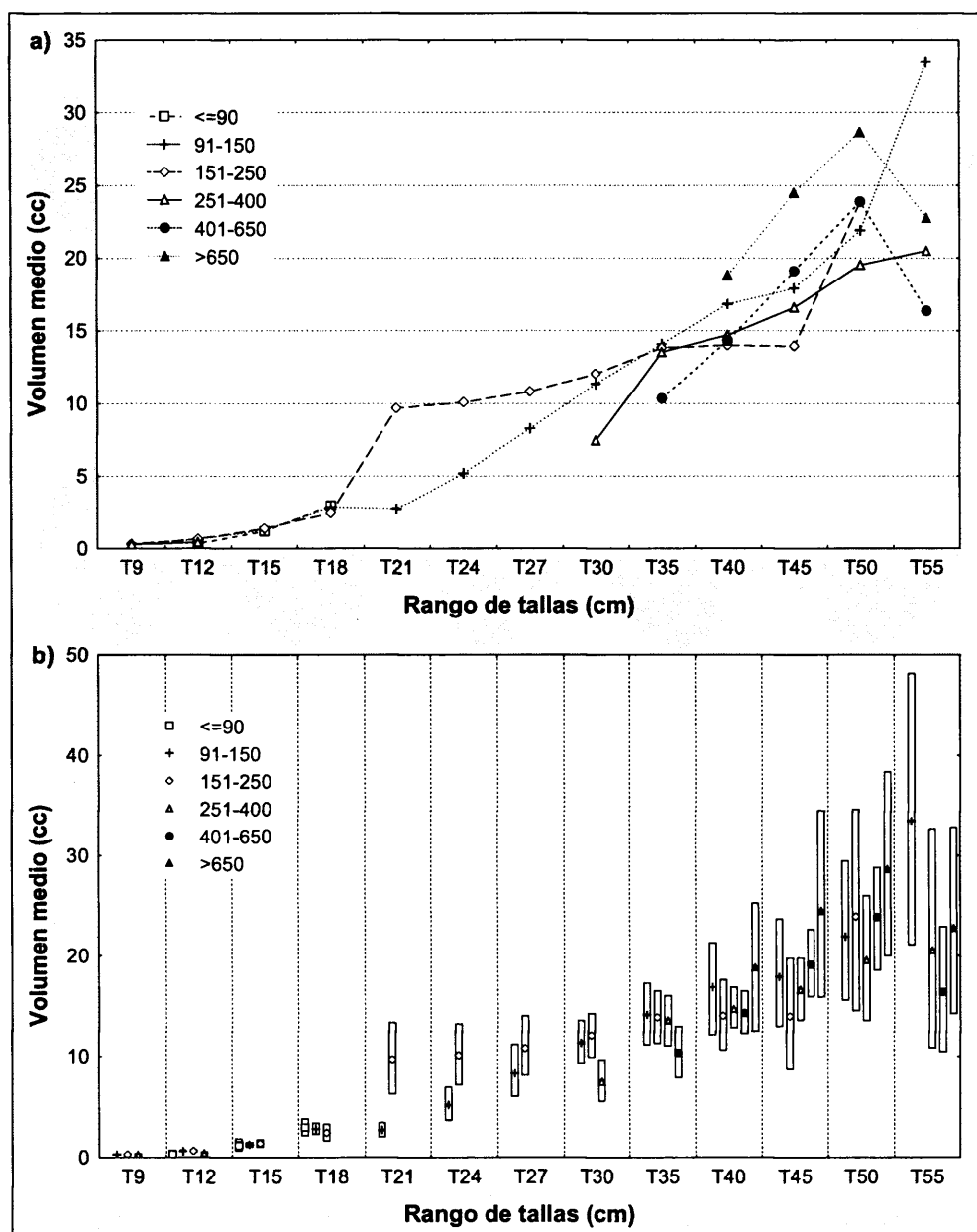


Figura 51. a) Variación batimétrica del volumen estomacal medio por rangos de talla. b) Intervalos de confianza al 95%

A partir del rango de tallas T35 las diferencias batimétricas no siguen ningún patrón claro, tanto por las variaciones de un estrato de profundidad a otro como por el incremento de los intervalos de confianza encontrado, que hace que no existan diferencias estadísticamente significativas.

En el caso del V%BW medio se obtuvieron unos resultados concurrentes con los del volumen medio, por ello, y dada la menor variación con la talla del V%BW, se optó por agrupar rangos de talla según los intervalos encontrados en el Capítulo 3 y ya utilizados en el estudio de la variación estacional, para intentar extraer unas conclusiones más generales y estudiar los rangos de tallas y estratos de profundidad no suficientemente representados en el muestreo para extraer conclusiones. En la Figura 52 se observa el destacado valor de V%BW en el rango de tallas de 18 a

29 cm en el estrato de 151 a 250 m, en consonancia con los altos valores de volumen medio en este intervalo de profundidades para los rangos T21 a T27. Además entre los 9 y los 39 cm el V%BW es mayor en los estratos de 91 a 150 y 151 a 250 que en los demás, aunque las diferencias no son en general estadísticamente significativas. En los rangos mayores no se aprecian grandes diferencias.

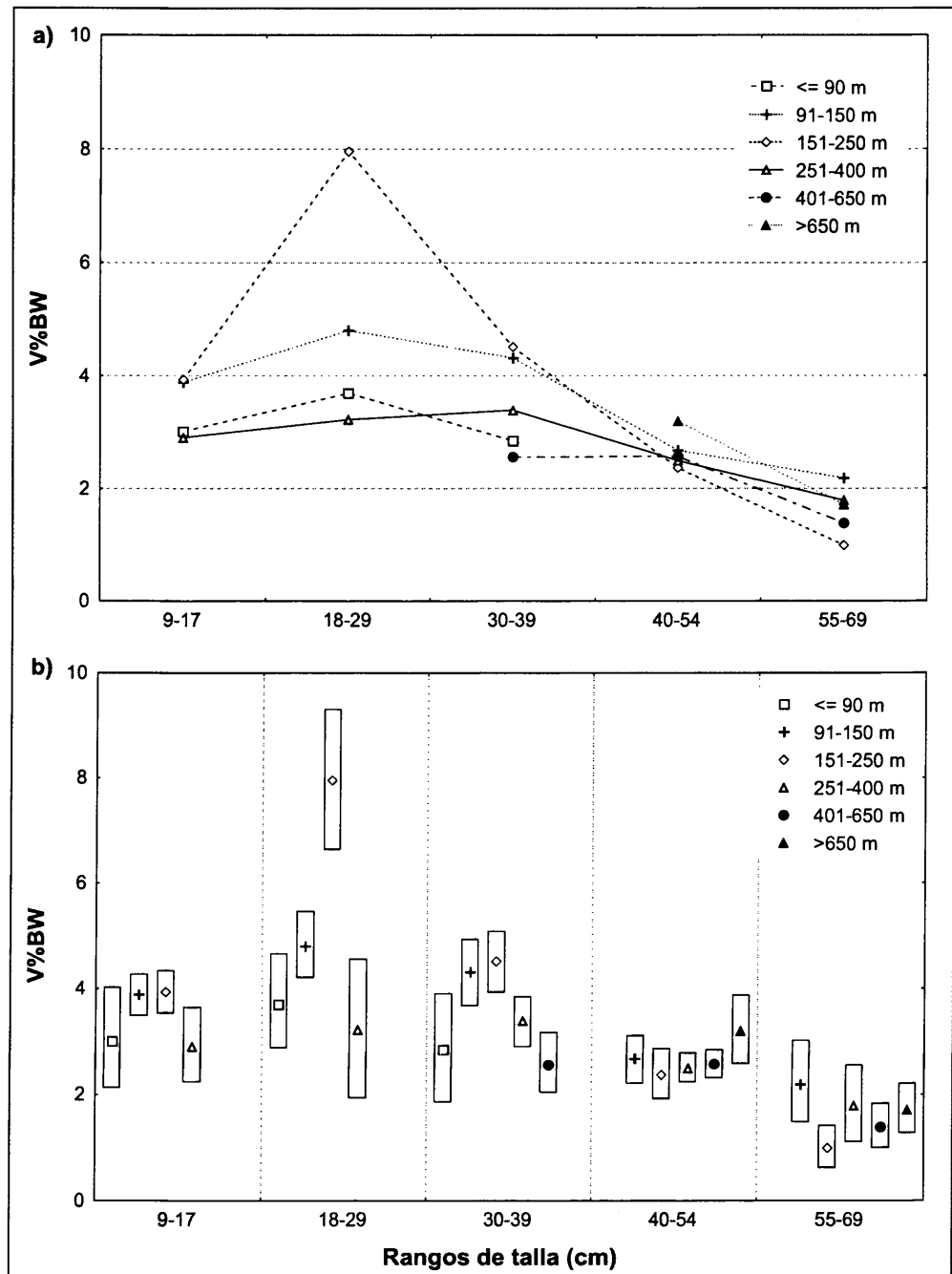


Figura 52. a) Variación batimétrica del V%BW medio por rangos de talla. b) Intervalos de confianza al 95%

5.2.4 Variación batimétrica en la composición de la dieta

Para el estudio de la composición de la dieta por profundidades se han utilizado los rangos de talla resultantes del ordenamiento en función de la dieta (Sección 3.2.2.6). La Figura 44 muestra como en la mayoría de combinaciones de estratos de profundidad y rangos de talla se dispone de una muestra representativa para estudiar la composición de la dieta.

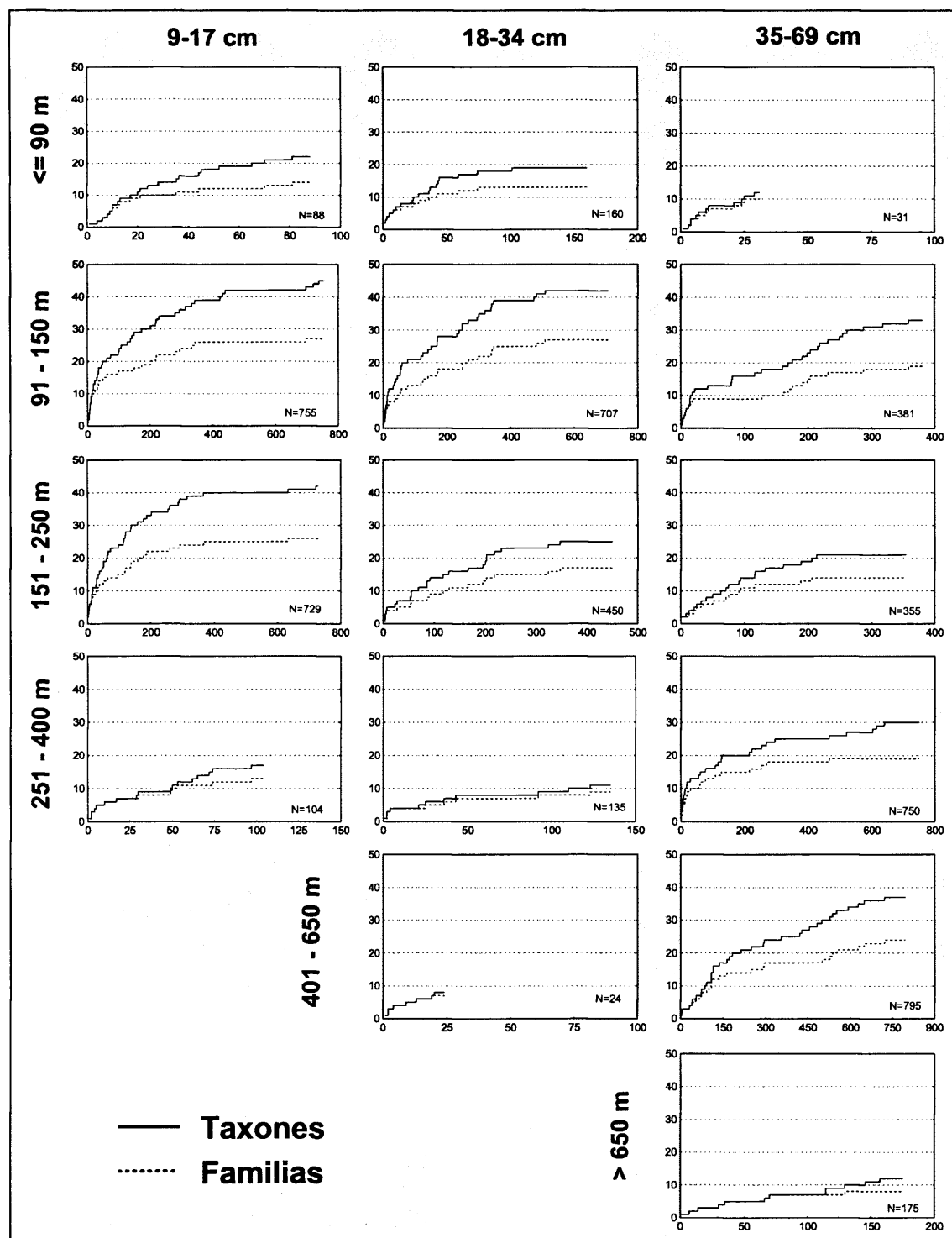


Figura 53. Gráficas de Modde de representatividad de los rangos de talla por estrato de profundidad.

Las únicas excepciones son el rango de tallas de 35 a 69 cm en el estrato de menos de 90 m y el rango de tallas de 18 a 34 cm en el estrato de 401 a 650 m, a parte de los estratos en los que no aparecen en individuos de algún rango de tallas, como son el rango de tallas de 9 a 17 cm en los dos estratos más profundos y el de 18 a 34 cm a más de 650 m.

La Figura 54 y la Tabla 33 resumen la composición de la dieta del rango de tallas de 9 a 17 cm en los distintos estratos en que se dispone de muestra representativa. Como se puede ver existen importantes variaciones batimétricas:

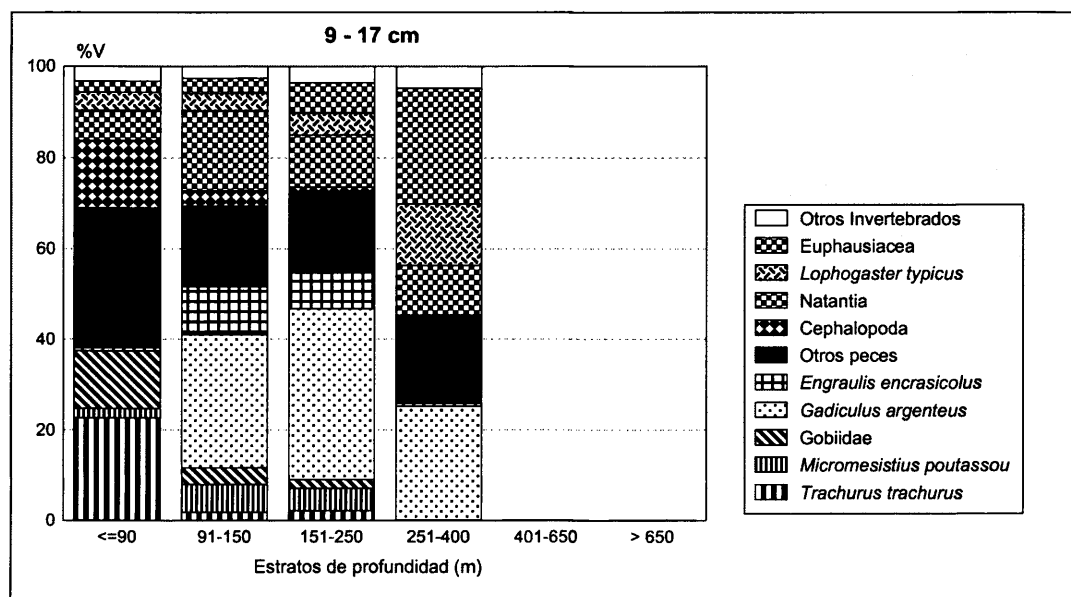


Figura 54. Composición de la dieta en volumen por estrato de profundidad en el rango de tallas de 9 a 17 cm.

En el estrato de hasta 90 m los peces constituyen un 69% de la dieta, destacando el *T. trachurus* y los góbidos, y respecto a los invertebrados destacan los cefalópodos, principalmente *Alloteuthis* spp., y los Natantia.

En el estrato de 91 a 150 m la composición de la dieta es parecida con un descenso en importancia de los cefalópodos a favor de los crustáceos, principalmente los Natantia. Entre los peces *G. argenteus* y *E. encrasicolus* son mucho más importantes y descienden el jurel y los góbidos, al tiempo que se produce una cierta depredación sobre la bacaladilla. Además en este estrato aparece el canibalismo, llegándose a un 4% de la dieta compuesta por merluza presa.

En el estrato de 151 a 250 m el *G. argenteus* es la presa principal, con cerca de un 40% de la dieta, y el canibalismo es ligeramente más importante que en el estrato anterior. Dentro de los crustáceos empiezan a destacar eupausiáceos y misidáceos que en conjunto llegan a un 12% del volumen total, mientras que descienden los Natantia y prácticamente desaparecen los cefalópodos.

En el último estrato en el que se encontraron merluzas pequeñas, 251-400 m, hay un marcado descenso de la cantidad de peces en la dieta, pasando a dominar los crustáceos (55%), especialmente eufausiáceos y misidáceos (40% entre los dos). Entre los peces desciende la importancia del *G. argenteus* y el resto de los gádidos presa como la bacaladilla, la propia merluza o *G. macrophthalmus*, que son remplazados por el mencionado aumento de los crustáceos y por peces de profundidad como los mictófidios.

Tabla 43. Composición de la dieta en volumen por estrato de profundidad en el rango de tallas de 9 a 17 cm. Incluyendo los principales grupos y las presas o grupos de presas con un 4% o más en al menos un estrato de profundidad.

	≤90 m	91-150 m	151-250 m	251-400 m	400-650 m	>650 m
CRUSTÁCEOS	16.24	27.22	26.37	54.62	0.00	0.00
DECAPODA	8.87	19.24	12.30	12.08	0.00	0.00
Natantia	6.63	17.46	11.38	10.90	0.00	0.00
<i>Processa</i> spp	2.69	5.29	4.11	6.16	0.00	0.00
EUPHAUSIACEA	2.43	3.24	6.76	25.47	0.00	0.00
MYSIDACEA	3.96	4.11	4.98	14.40	0.00	0.00
<i>Lophogaster typicus</i>	3.96	3.94	4.76	13.55	0.00	0.00
MOLUSCOS: CEPHALOPODA	14.72	3.46	1.07	0.00	0.00	0.00
Decabrachia	13.60	3.15	0.80	0.00	0.00	0.00
<i>Alloteuthis</i> spp.	7.42	2.37	0.26	0.00	0.00	0.00
PECES	69.04	69.32	72.51	45.38	0.00	0.00
ANACANTHINI	2.83	41.95	51.43	30.05	0.00	0.00
Gadidae	2.83	36.75	43.28	28.39	0.00	0.00
<i>Gadiculus argenteus</i>	0.71	29.48	37.80	25.29	0.00	0.00
<i>Micromesistius poutassou</i>	2.12	6.17	5.02	0.00	0.00	0.00
Lotidae: <i>G. macrophthalmus</i>	0.00	1.22	4.03	3.61	0.00	0.00
Merlucciidae: <i>M. merluccius</i>	0.00	3.97	4.11	1.15	0.00	0.00
GOBIOIDEI: Gobiidae indeterminados	12.62	3.63	1.89	0.00	0.00	0.00
ISOSPONDYLI	4.71	14.19	8.85	2.13	0.00	0.00
Argentinidae: <i>A. sphyraena</i>	4.71	3.07	0.00	0.00	0.00	0.00
Engraulidae: <i>E. encrasicolus</i>	0.00	10.66	7.87	0.66	0.00	0.00
MYCTOPHOIDEI indet..	0.00	0.07	1.34	3.94	0.00	0.00
PERCOIDEI	22.73	2.01	2.12	0.00	0.00	0.00
Carangidae: <i>T. trachurus</i>	22.73	1.79	2.12	0.00	0.00	0.00
PISCES INDETERMINADOS	26.15	5.89	4.30	9.25	0.00	0.00
No. Estómagos examinados	182	1567	1711	223	0	0
No. Regurgitados	76	639	699	84	0	0
No. Vacíos	18	173	283	35	0	0
Repleción media	0.96	1.22	1.05	0.59	---	---
Longitud media	14.02	13.40	12.54	12.04	---	---

De acuerdo con los resultados expuestos en la Tabla 44, al igual que se observó en el caso de los solapamientos en la dieta por trimestres de las merluzas pequeñas (Sección 4.2.3), los solapamientos a partir de las dietas en N son mayores que en V, siendo los primeros todos ellos significativos (mayores de 0.6). Las mayores diferencias en este rango de tallas se producen entre el estrato de menos de 90 m y los demás, mientras que los solapamientos en volumen son todos menores de 0.6 incluso en extremo superior de los intervalos de confianza.

Tabla 44. Índices de solapamiento de Horn entre estratos de profundidad del rango de tallas de 9 a 17 cm con intervalos de confianza al 95%. Resultados con dietas en V en el área inferior-izquierda y en N en el superior-derecha.

9-17 cm	≤90 m	91-150 m	151-250 m	251-400 m	401-650 m	> 650 m
≤90 m		0.844 0.728-0.859	0.789 0.622-0.847	0.735 0.544-0.809	-	-
91-150 m	0.527 0.396-0.585		0.916 0.867-0.937	0.839 0.755-0.863	-	-
151-250 m	0.421 0.307-0.497	0.915 0.855-0.924		0.956 0.905-0.956	-	-
251-400 m	0.319 0.205-0.408	0.665 0.544-0.704	0.794 0.673-0.826		-	-
401-650 m	-	-	-	-		-
> 650 m	-	-	-	-	-	

En el rango de tallas de 18 a 34 cm (Figura 55 y Tabla 45) hay una menor variación con la profundidad, ya que, excepto en el estrato de hasta 90 m, la bacaladilla es la presa más destacable en todos los demás, alcanzando más del 50% de la dieta en volumen. En general los invertebrados, y especialmente los crustáceos, tienen en todos los estratos mucha menor importancia que en el rango de tallas anterior, y sólo alcanzan el 5% en el estrato de más profundidad en que se encontraron merluzas de este rango de tallas (de 400 a 650 m)

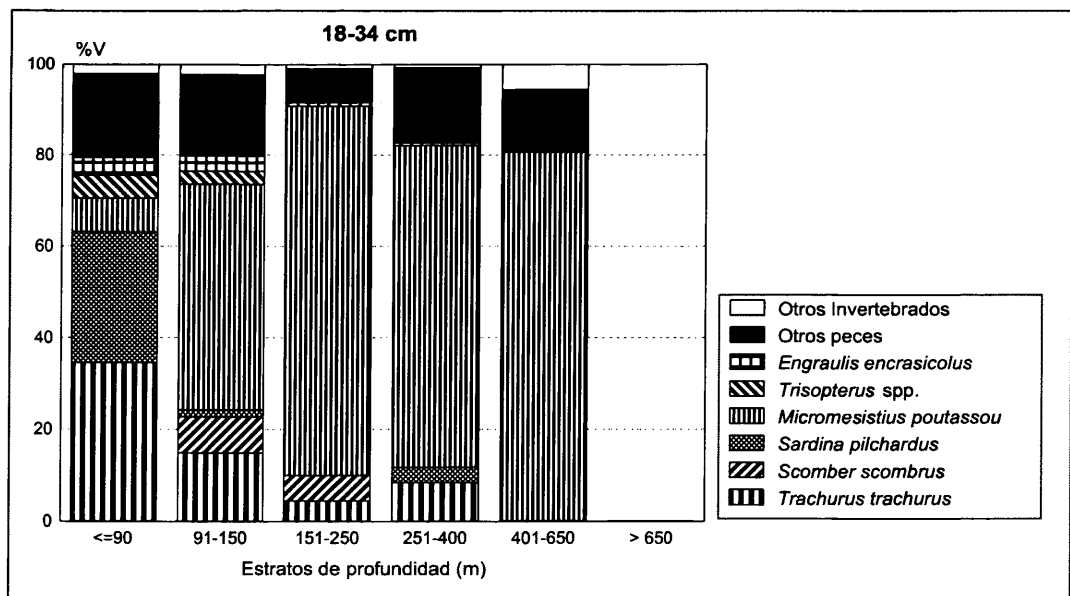


Figura 55. Composición de la dieta en volumen por estrato de profundidad en el rango de tallas de 18 a 34 cm.

En el estrato de menos de 90 m hay una mayor variedad de presas, destacando en orden de importancia el jurel, la sardina, la bacaladilla, el *Trisopterus* spp. y la anchoa. En el estrato siguiente, de 91 a 150 metros encontramos una dieta de transición entre estratos, todavía con una cierta variedad de presas pero ya con un marcado dominio de la bacaladilla, cerca del 50% en volumen, en detrimento de la sardina y el jurel.

En los dos estratos de 151 a 400 m hay pocas variaciones, con la bacaladilla como presa principal con más de un 70% de la dieta. Un hecho reseñable, dada la distribución batimétrica de la sardina en aguas someras, es su aparición como presa (3.3% en volumen) en el estrato de 251 a 400 m. En el rango de tallas siguiente (35–69 cm) también aparece la sardina como presa en estratos de profundidad (entre 150 y 650 m), aunque con porcentajes mucho más bajos que en el estrato más somero.

Tabla 45. Composición de la dieta en volumen del rango de tallas de 18 a 34 cm por estratos de profundidad. Incluyendo los principales grupos y las presas o grupos de presas con un 1% o más en al menos un estrato de profundidad.

	≤90	91-150	151-250	251-400	401-650	> 650
CRUSTÁCEOS	0.95	2.07	0.88	0.63	5.22	0.00
DECAPODA	0.89	1.95	0.77	0.46	5.22	0.00
Natantia	0.89	1.90	0.73	0.46	4.12	0.00
<i>Dichelopandalus bonnieri</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	3.21	0.00
MOLLUSCA: CEPHALOPODA	1.08	0.10	0.01	0.00	0.00	0.00
PECES	97.97	97.83	99.11	99.37	94.43	0.00
ANACANTHINI	14.84	55.85	84.65	77.61	80.76	0.00
Gadidae	13.22	54.70	82.88	74.96	80.76	0.00
<i>Gadiculus argenteus</i>	0.70	1.78	1.22	4.34	0.00	0.00
<i>Micromesistius poutassou</i>	7.37	49.31	80.80	70.36	80.76	0.00
<i>Trisopterus</i> spp.	5.16	2.86	0.00	0.00	0.00	0.00
Merlucciidae: <i>M. merluccius</i>	1.61	1.14	1.77	2.65	0.00	0.00
ISOSPONDYLI	32.61	6.75	0.78	3.97	0.00	0.00
Argentinidae: <i>A. sphyraena</i>	0.30	1.29	0.00	0.00	0.00	0.00
Clupeidae	28.50	2.09	0.00	3.31	0.00	0.00
<i>Sardina pilchardus</i>	28.50	1.52	0.00	3.31	0.00	0.00
Engraulidae: <i>E. encrasicolus</i>	3.81	3.37	0.78	0.66	0.00	0.00
PERCOIDEI	37.60	19.23	4.71	8.47	0.00	0.00
Carangidae: <i>T. trachurus</i>	34.62	14.88	4.47	8.47	0.00	0.00
Cepolidae: <i>C. macrophthalma</i>	2.98	4.27	0.23	0.00	0.00	0.00
SCOMBROIDEI	0.00	7.90	5.57	0.00	0.00	0.00
Scombridae: <i>S. scombrus</i>	0.00	7.90	5.57	0.00	0.00	0.00
PISCES INDET.	12.79	7.01	2.63	9.31	13.66	0.00
No. Estómagos examinados	341	1535	1167	304	71	0
No. Regurgitados	155	560	443	126	40	0
No. Vacíos	26	268	274	43	7	0
Repleción media	7.55	9.74	15.28	11.19	13.65	0
Longitud media	25.54	25.05	27.18	30.43	32.10	0

Los resultados correspondientes al estrato de más de 400 m deben considerarse con precaución ya que están basados en sólo 24 estómagos con alimento y en la Figura 53 se observa que no se alcanza una asíntota en el número de taxones, por ello la relativa importancia de los crustáceos en comparación con el resto de los estratos no debe considerarse como un resultado concluyente. A parte de éstos, el resto de la dieta está compuesto por peces indeterminados y sobre todo bacaladilla con un porcentaje muy similar al del estrato de 251 a 400 m.

Tabla 46. Índices de solapamiento de Horn entre estratos de profundidad del rango de tallas de 18 a 34 cm con intervalos de confianza al 95%. Resultados con dietas en V en el área inferior-izquierda y en N en el superior-derecha.

18-34 cm	≤90 m	91-150 m	151-250 m	251-400 m	401-650 m	> 650 m
≤90 m		0.584 0.476-0.637	0.372 0.260-0.434	0.342 0.205-0.429	0.163 0.073-0.236	-
91-150 m	0.635 0.463-0.713		0.888 0.796-0.899	0.785 0.665-0.813	0.572 0.486-0.617	-
151-250 m	0.368 0.213-0.472	0.886 0.834-0.914		0.926 0.790-0.940	0.707 0.600-0.788	-
251-400 m	0.515 0.262-0.646	0.852 0.771-0.882	0.928 0.860-0.956		0.737 0.615-0.843	-
401-650 m	0.215 0.011-0.333	0.704 0.647-0.750	0.890 0.834-0.926	0.862 0.775-0.924		-
> 650 m	-	-	-	-	-	

Respecto a las diferencias entre los distintos estratos de profundidad en el rango de tallas de 18 a 34 cm, los solapamientos (Tabla 46) son menores a partir de los datos en número que en volumen, al contrario que en el rango de tallas menor, debido a la gran importancia en volumen de la bacaladilla en la mayoría de los estratos. Así, las mayores diferencias se dan entre el estrato de hasta 90 m y los demás, debido precisamente a la escasa importancia de la bacaladilla en este estrato, no siendo significativos los solapamientos ni en número ni en volumen entre este estrato y los tres más profundos. El resto de combinaciones son en general significativas (mayores de 0.6), incluso en los intervalos de confianza, tanto con los datos en volumen como en número.

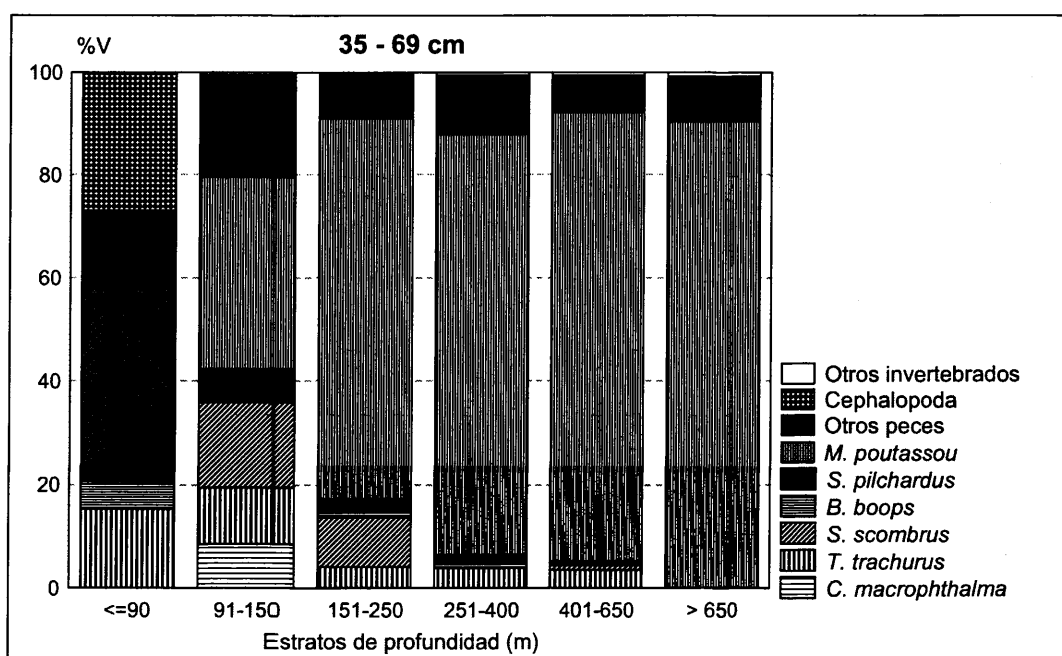


Figura 56. Composición de la dieta en volumen por estrato de profundidad en el rango de tallas de 35 a 69 cm.

El rango de tallas de 35 a 69 cm (Tabla 47 y Figura 56) presenta, al igual que el de 18 a 34 cm, ciertas variaciones batimétricas en los dos estratos de menos de 150 m, siendo muy uniforme en

los demás. El estrato de menos de 90 m es el que presenta una mayor variedad, con la sardina, el jurel y los cefalópodos como presas principales y sin que aparezca la bacaladilla en la dieta, que no es muy abundante a estas profundidades (Sánchez, 1993, Sánchez *et al.*, 1995). Reseñar también el porcentaje de cefalópodos en este estrato, principalmente *Loligo* spp. que no aparece en otros estratos y es el único invertebrado con cierta importancia en la dieta de este rango de tallas. Sin embargo, hay que tener en cuenta que dado lo escaso de las merluzas grandes a estas profundidades la muestra es de sólo 31 estómagos con alimento (Figura 44), y seguramente no aparecen todas las presas que realmente consume la merluza a esta profundidad y alguna esté sobreestimada, como podría ser el caso del calamar.

Tabla 47. Composición de la dieta en volumen del rango de tallas de 35 a 69 cm por estratos de profundidad. Incluyendo los principales grupos y las presas o grupos de presas con un 5% o más en al menos un estrato de profundidad.

	≤90	91-150	151-250	251-400	401-650	> 650
CRUSTACEOS	0.26	0.50	0.28	0.48	0.51	0.74
MOLUSCOS	26.69	0.09	0.03	0.47	0.04	0.22
<i>Loligo</i> spp.	26.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
PECES	73.04	99.41	99.66	98.96	99.39	99.04
ANACANTHINI	3.62	41.61	76.24	85.92	88.08	90.53
Gadidae	0.00	39.25	75.35	82.70	88.07	90.53
<i>Micromesistius poutassou</i>	0.00	37.38	73.87	81.53	87.04	90.45
<i>Trisopterus</i> spp.	0.00	1.45	0.00	0.19	0.00	0.00
Merlucciidae: <i>M. merluccius</i>	3.62	2.36	0.89	3.22	0.00	0.00
ISOSPONDYLI	46.23	13.11	2.61	2.02	1.50	2.06
Clupeidae	45.36	11.51	2.61	1.42	0.80	0.00
<i>Sardina pilchardus</i>	37.19	6.38	2.20	1.42	0.80	0.00
Clupeidae indeterminados	8.17	4.43	0.41	0.00	0.00	0.00
Engraulidae: <i>E. encrasicolus</i>	0.87	1.07	0.00	0.21	0.43	0.00
PERCOIDEI	20.49	19.41	5.40	4.97	3.52	0.00
Carangidae: <i>T. trachurus</i>	15.26	10.90	4.11	3.85	3.52	0.00
Cepolidae: <i>C. macrophthalma</i>	0.00	8.50	0.00	0.00	0.00	0.00
Sparidae: <i>B. boops</i>	5.24	0.00	1.29	1.12	0.00	0.00
PLEURONECTOIDEI	1.38	1.20	0.00	0.00	0.00	0.00
SCOMBROIDEI: <i>S. scombrus</i>	0.00	16.50	9.58	0.00	0.85	0.00
PISCES INDETERMINADOS	1.32	7.39	5.53	5.77	4.91	5.76
No. Estómagos examinados	70	971	1052	1867	2285	449
No. Regurgitados	27	380	488	819	1117	218
No. Vacíos	12	210	209	298	373	56
Repleción media	25.86	29.98	27.53	28.64	33.18	50.02
Longitud media	41.13	44.18	44.01	44.01	46.43	50.63

En el estrato de 101 a 200 m ya destaca como presa principal la bacaladilla (37%), y cobran importancia la caballa y la cépola en detrimento de la sardina y el jurel, mientras prácticamente desaparecen los invertebrados. A partir del estrato de 151 a 250 m la bacaladilla constituye siempre más del 75% de la dieta en volumen, llegando a ser el 90% en el estrato de más de 650 m. En todo este rango de profundidad los peces en general componen más del 99% de la dieta, siendo el jurel, la caballa, la sardina y la propia merluza presas con escasa importancia que complementan a la bacaladilla en la dieta de la merluza en estos estratos de más profundidad.

Tabla 48. Índices de solapamiento de Horn entre estratos de profundidad del rango de tallas de 35 a 69 cm con intervalos de confianza al 95%. Resultados con dietas en V en el área inferior-izquierda y en N en el superior-derecha.

35-69 cm	≤90 m	91-150 m	151-250 m	251-400 m	401-650 m	> 650 m
≤90 m		0.486 0.389-0.521	0.182 0.11-0.223	0.165 0.105-0.198	0.115 0.070-0.140	0.016 0-0.034
91-150 m	0.399 0.274-0.493		0.801 0.715-0.833	0.730 0.662-0.761	0.711 0.647-0.745	0.607 0.551-0.648
151-250 m	0.195 0.103-0.252	0.822 0.728-0.863		0.920 0.884-0.931	0.919 0.885-0.93	0.843 0.802-0.871
251-400 m	0.198 0.110-0.251	0.714 0.641-0.769	0.926 0.876-0.944		0.953 0.913-0.957	0.875 0.837-0.894
401-650 m	0.105 0.062-0.141	0.708 0.632-0.761	0.932 0.875-0.96	0.963 0.931-0.976		0.920 0.876-0.935
> 650 m	0.010 0-0.023	0.601 0.535-0.658	0.866 0.827-0.905	0.922 0.894-0.942	0.954 0.931-0.968	

Según se observa en la Tabla 48 los resultados en cuanto al solapamiento de dietas entre estratos de profundidad en el rango de 35 a 69 cm son muy similares a los del rango de tallas anterior, los solapamientos también son en general mayores a partir de las dietas en volumen que en número. Las mayores diferencias las encontramos entre el estrato de menos de 90 m y los demás, mostrando todas las combinaciones con este estrato resultados por debajo de 0.6 incluso en los intervalos de confianza. Las diferencias entre el resto de estratos son mucho menores, y de hecho todas las combinaciones presentan valores superiores a 0.6, y sólo está cerca de este límite la combinación entre el estrato de 91-150 m y el de más profundidad.

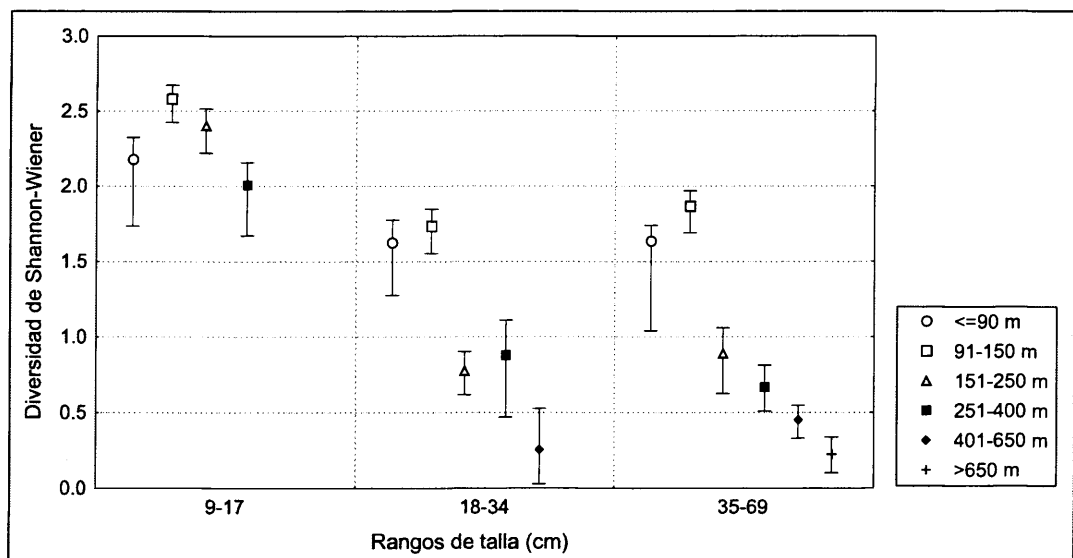


Figura 57. Amplitud de dieta (índice de diversidad de Shannon-Wiener) por estratos de profundidad y rangos de talla a partir de las dietas en volumen.

En el estrato de 91 a 150 m es en el que se encuentra una mayor amplitud de dieta (Figura 57), parámetro que desciende tanto hacia menos profundidad como a más fondo. Los intervalos de

confianza al 95% indican diferencias significativas entre este estrato y los estratos más profundos en todos los rangos de talla y un descenso significativo de la diversidad con la profundidad.

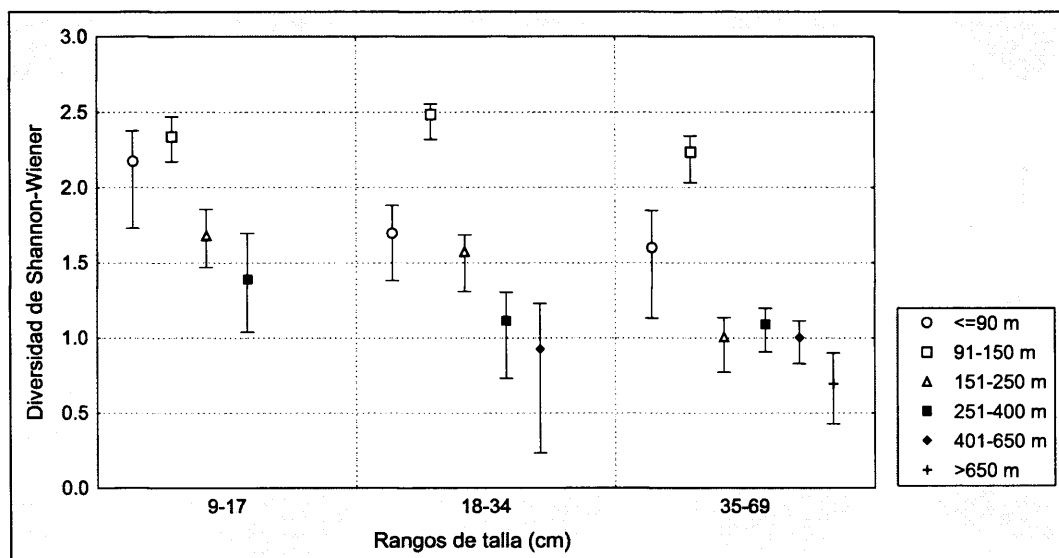


Figura 58. Amplitud de dieta (índice de diversidad de Shannon-Wiener) por estratos de profundidad y rangos de talla a partir de las dietas en número.

La amplitud de la dieta a partir de los datos en número (Figura 58) presenta unos resultados muy similares, destacando todavía más la amplitud de dieta en el estrato de 91 a 150 m y con valores muy bajos para las merluzas mayores de 35 cm en todos los estratos de más de 150 m.

La Tabla 49 presenta la clasificación de las presas de la merluza por estrato de profundidad y rango de tallas según el criterio de Rosecchi y Nouaze (1985). La mayor variedad de presas, tanto principales como secundarias, se observa en el rango de tallas menor y en los estratos de profundidad de menos de 250 m. También es importante recordar que los datos disponibles del rango de tallas de 18 a 34 cm en el estrato de más de 400 m son sólo de 24 estómagos con alimento, y los del rango de más de 35 cm en el estrato de menos profundidad son sólo de 31, con lo que deben ser considerados con precaución.

Esta clasificación muestra una vez más la gran importancia de la bacaladilla como presa de la merluza, ya que excepto en el rango de tallas menor (9-17 cm) en todos los estratos, y en el estrato más somero (menos de 90 m) para las merluzas mayores de 18 cm, es la presa principal en todos los estratos en ambos rangos de talla. En el caso de las merluzas pequeñas (9-17 cm) el suprabentos, eufausiáceos y misidáceos (*L. typicus*) y *G. argenteus* son las presas principales en todos los estratos a excepción del más somero, aunque en el caso del MFI también entran como presas principales los peces indeterminados y la anchoa en el estrato de 91 a 150 m. En el estrato más somero *G. argenteus* queda incluido entre las presas accesorias, y es reemplazado por peces indeterminados y por el chicharro, presa principal en la clasificación con el índice MFI y secundaria

con el IRI. La lista de presas secundarias muestra la amplitud de la dieta en este rango de tallas, especialmente en los estratos más someros, en los que entran en la dieta *Natantia* indeterminados, góbidos, *Alloteuthis*, *Scyllarus* e incluso la propia merluza presa en el estrato de 150 a 251 m. En el estrato de 251 a 400 m, el último en que aparecen merluzas pequeñas para hacer la clasificación de sus presas, sólo *G. argenteus* y los peces indeterminados aparecen como presas secundarias por detrás de los eupausiáceos del suprabentos, que son las presas principales.

Tabla 49. Clasificación de las presas de la merluza por estrato de profundidad y rango de tallas según el criterio de Rosecchi y Nouaze (1985). (indet.: Indeterminados)

9-17 cm	Índice	≤90 m	91-150 m	151-250 m	251-400 m	401-650 m	>650 m
Principales Hasta 50%	IRI	Peces indet.	<i>G. argenteus</i>	Euphausiacea	Euphausiacea	-	-
		Euphausiacea	Euphausiacea				
	MFI	Peces indet.	<i>G. argenteus</i>	<i>G. argenteus</i>	Euphausiacea	-	-
		<i>T. trachurus</i>	Euphausiacea	Euphausiacea	<i>L. typicus</i>		
Secundarias Hasta 75%	IRI	Euphausiacea	Peces indet.	<i>L. typicus</i>			
		<i>L. typicus</i>	<i>E. encrasicolus</i>				
	MFI	<i>L. typicus</i>	<i>L. typicus</i>	<i>G. argenteus</i>	-	-	-
		<i>T. trachurus</i>					
Accesorias	IRI	Natantia indet..	<i>Processa</i> spp.	Peces indet..	<i>G. argenteus</i>	-	-
		Gobiidae	Natantia indet..	<i>E. encrasicolus</i>	Peces indet..		
	MFI	<i>Processa</i> spp.	Gobiidae	<i>Processa</i> spp.			
		<i>Alloteuthis</i> spp.	<i>A. glaber</i>	Natantia indet.			
18-34 cm	IRI	<i>Scyllarus</i> sp.	<i>M. poutassou</i>	<i>M. merluccius</i>			
	MFI	Resto	Resto	Resto	Resto	-	-
		Resto	Resto	Resto	Resto	-	-
Principales Hasta 50%	IRI	<i>T. trachurus</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	-
		<i>T. trachurus</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	-
	MFI	Peces indet.	<i>T. trachurus</i>				
Secundarias Hasta 75%	IRI	Peces indet.	-	-	-	-	-
		<i>S. pilchardus</i>	Peces indet.	-	Peces indet.	Peces indet.	-
	MFI		<i>S. scombrus</i>				
			<i>E. encrasicolus</i>				
35-69 cm	IRI	Resto	Resto	Resto	Resto	Resto	-
		Resto	Resto	Resto	Resto	Resto	-
	MFI	Resto	Resto	Resto	Resto	Resto	Resto
		Resto	Resto	Resto	Resto	Resto	Resto
Principales Hasta 50%	IRI	<i>T. trachurus</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>
		<i>T. trachurus</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>
	MFI	<i>S. pilchardus</i>	Peces indet.	-	-	-	-
Secundarias Hasta 75%	IRI	<i>S. pilchardus</i>	Peces indet.	-	-	-	-
		Clupeidae indet..	<i>S. scombrus</i>	Peces indet.	-	-	-
	MFI	<i>Loligo</i> spp.	<i>T. trachurus</i>				
			<i>C. macrophthalma</i>				
Accesorias	IRI	Resto	Resto	Resto	Resto	Resto	Resto
		Resto	Resto	Resto	Resto	Resto	Resto
	MFI	Resto	Resto	Resto	Resto	Resto	Resto
		Resto	Resto	Resto	Resto	Resto	Resto

En el estrato más somero (<90 m) hay que destacar la importancia de *T. trachurus*, que aparece como presa principal con el MFI en todos los rangos de talla, mientras que en el caso del IRI aparece como secundaria en el rango de tallas más pequeñas, y como principal en los demás. Entre las merluzas mayores de 18 cm la única otra especie presa (es decir no un taxón superior a especie) secundaria o principal, y siempre con menor importancia que el jurel, es la sardina, que entre las merluzas mayores de 35 cm tiene gran importancia en volumen (37%), pero mucho menor en

numero (11.1%) y frecuencia (8.6%), lo que hace que su peso en la clasificación presentada en la Tabla 49, basada en los índices IRI y MFI, sea menor que el del jurel.

En el rango de tallas de 9 a 17 cm existen ciertas diferencias entre las presas principales utilizando el IRI y las que se obtienen utilizando el MFI, estas diferencias son debidas a la distinta importancia de las componentes en número, frecuencia y volumen de presas en cada uno de los dos índices, teniendo el número y la frecuencia más peso en el IRI que en el MFI, por lo que da más peso a presas pequeñas que aparecen en alto número.

5.2.5 Variación geográfica del porcentaje de vacuidad

La Tabla 50 muestra los porcentajes de vacuidad por rango de tallas y sector geográfico de los estómagos analizados durante las campañas entre 1993 y 1996. Las diferencias encontradas entre sectores son estadísticamente significativas en todos los rangos de talla en los que el tamaño de muestra es suficiente (hasta 49 cm).

Tabla 50. Distribución de estómagos vacíos (V) y llenos (LL) por rango de tallas y sector geográfico junto con probabilidad de la prueba de χ^2 para la comparación entre trimestres dentro de cada rango de tallas.

	9-20 cm		21-29 cm		30-39 cm		40-49 cm		50-59 cm		≥ 60	
	n	% Vacíos	n	% Vacíos	N	% Vacíos	N	% Vacíos	n	% Vacíos	n	% Vacíos
Sector 1	1049	39.6	206	34.0	396	33.3	123	40.7	13	23.1	4	25.0
Sector 2	825	35.4	173	24.3	165	27.9	63	52.4	7	57.1	1	0.0
Sector 3	891	39.4	238	34.5	120	50.0	124	51.6	38	44.7	3	66.7
Sector 4	530	44.0	313	52.1	244	36.5	87	33.3	20	60.0	0	-
$p(\chi^2_3)$	0.017		<0.001		0.001		0.026		0.390*		--	

(*) Calculado aplicando la corrección de Yates.

Sin embargo, como se observa en la Figura 59, no existe un patrón claro que nos permita deducir alguna causa a esta variabilidad. En los dos rangos de 9 a 29 cm el mayor porcentaje de estómagos vacíos se da en la zona más oriental y el menor en el sector 2, teniendo los dos sectores restantes proporciones muy similares. En el rango de 30 a 39 cm el máximo se da en el sector 3, luego el 4 y los menores en los dos sectores más occidentales, y en el rango de 40 a 49 cm los dos sectores centrales tienen más de un 50% de estómagos vacíos, siendo los porcentajes en los dos extremos significativamente menores, especialmente en el sector más oriental. En los dos rangos de talla restantes el bajo número de estómagos analizados hace que los porcentajes no sean significativamente distintos y por tanto se extraigan conclusiones.

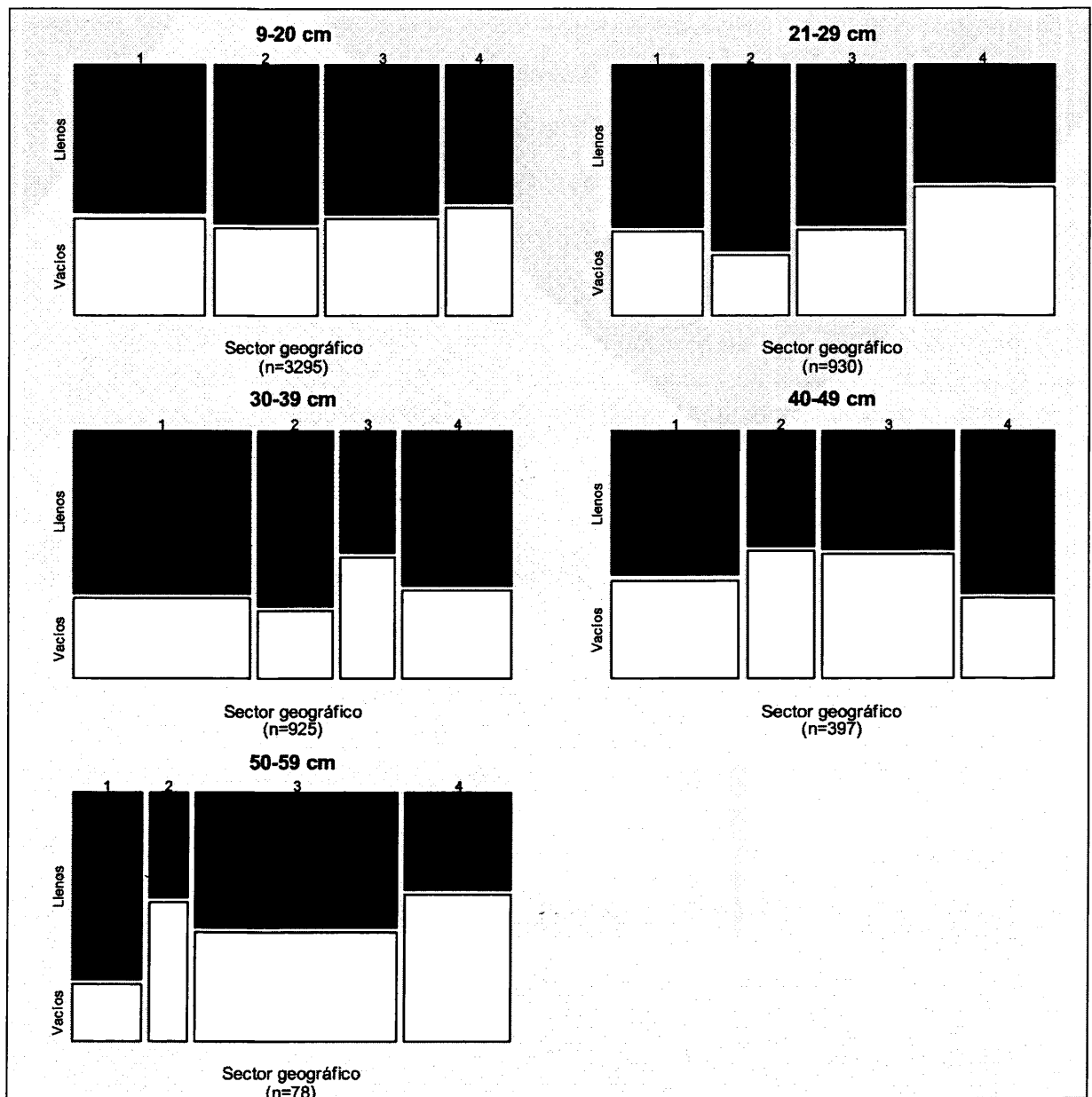


Figura 59. Variación geográfica de la proporción entre estómagos vacíos y llenos por rango de tallas y estrato. La anchura de las barras verticales es proporcional al tamaño de muestra en el sector geográfico.

5.2.6 Variación geográfica del volumen medio y el V%BW

El volumen estomacal medio (Figura 60) no presenta variaciones geográficas destacables dentro de los rangos de talla con muestra suficiente. Únicamente se puede mencionar el mayor volumen estomacal medio en el Sector 2 para los rangos de talla entre 15 y 20 cm, y un menor volumen estomacal en el Sector 3 en los rangos entre 12 y 17 cm. En ambos casos las diferencias con el resto de sectores sólo son estadísticamente significativas con otro de los sectores geográficos sin que exista un patrón claro en estas diferencias.

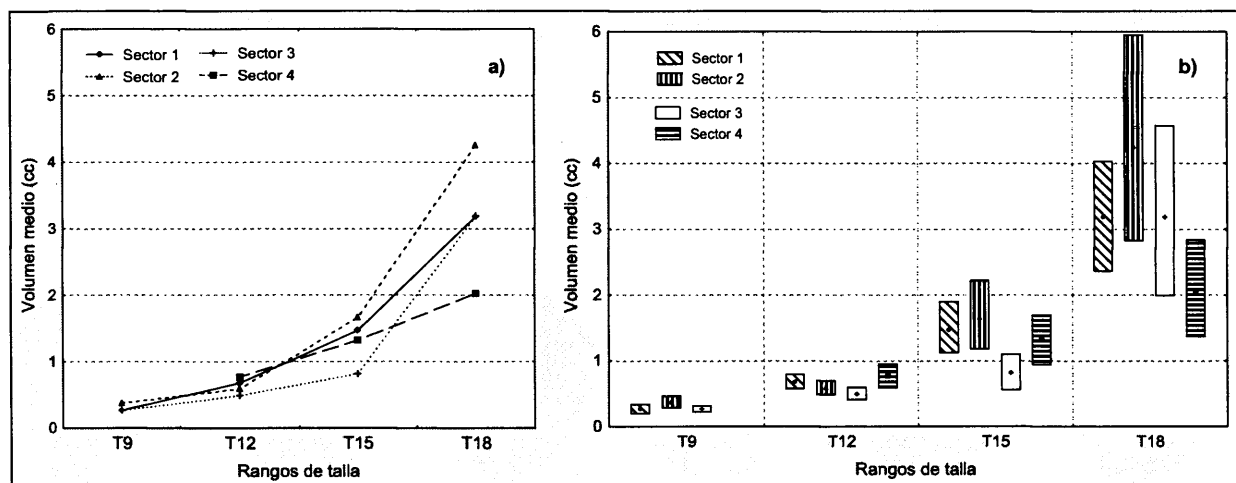


Figura 60. a) Variación geográfica del volumen estomacal medio por rangos de talla. b) Intervalos de confianza al 95%

Al igual que en el caso del porcentaje de estómagos vacíos y el volumen estomacal medio, en el V%BW no se aprecian variaciones geográficas destacables, con un patrón que permita deducir alguna causa evidente al mismo. Cabe reseñar, sin embargo, dos diferencias llamativas: los bajos valores de V%BW en el Sector 4 (la zona más oriental) en el caso de los individuos entre 18 y 29 cm y en el Sector 3 en los individuos pequeños (menores de 18 cm). En el primer caso este bajo V%BW del sector oriental está relacionado con un alto porcentaje de estómagos vacíos (ver apartado anterior), que, si nos circunscribimos al rango de 18 a 29 cm, es de un 52% mientras que en los demás sectores geográficos no pasa de un 35%.

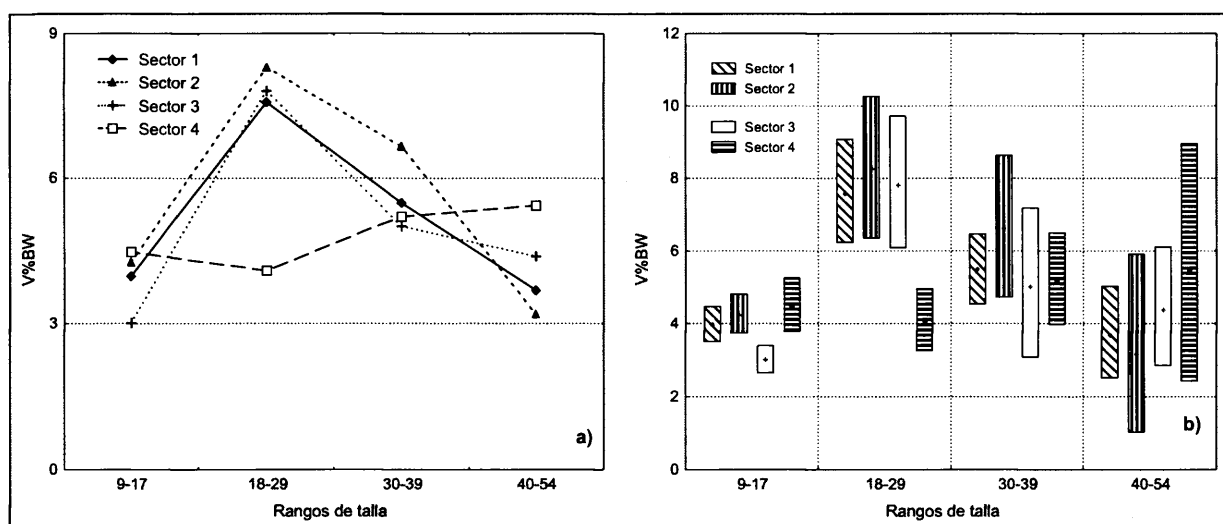


Figura 61. a) Variación geográfica del V%BW medio por rangos de talla. b) Intervalos de confianza al 95%

5.2.7 Variación geográfica en la composición de la dieta

La Tabla 51 muestra la cobertura de muestreo por sector y rango de tallas, y la Figura 62 la representatividad de las muestras. Los rangos de 9 a 17 cm y de 18 a 34 cm están bien representados y en todos los sectores se alcanza una asíntota en cuanto al número de taxones presa, en el rango de tallas mayor la cobertura es menos uniforme y sólo se alcanza claramente la asíntota en el sector 1, mientras que en el 2 con sólo 51 estómagos con alimento es el que tiene una peor cobertura.

Tabla 51. Distribución por sector geográfico y rango de talla de los estómagos utilizados en el estudio de la variación geográfica en la composición de la dieta. (Vac.: vacíos; Llen: llenos; Reg: Regurgitados y Tot: Total)

	Sector 1				Sector 2				Sector 3				Sector 4				Tot.
	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	
9-17	506	556	161	1223	343	397	159	899	391	465	112	968	230	224	69	523	3613
18-34	207	271	144	622	175	201	124	500	198	209	107	514	345	273	133	751	2387
35-69	130	137	92	359	66	51	48	165	136	66	57	259	105	73	72	250	1033
>=70	1	-	1	2	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	3
Total	844	964	398	2206	584	649	331	1564	725	740	277	1742	680	570	274	1524	7033

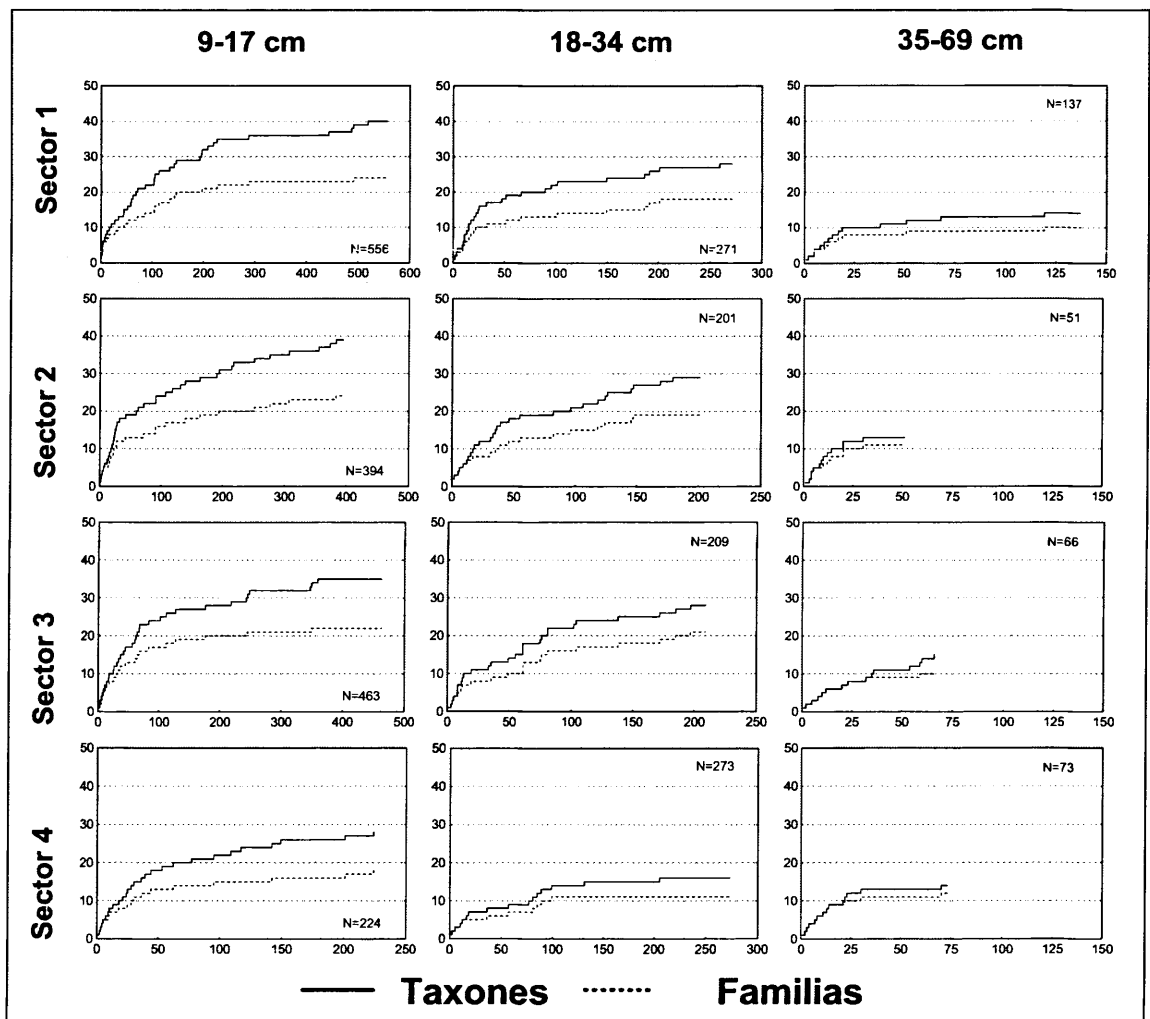


Figura 62. Gráficas de Modde de representatividad de los rangos de talla por sector geográfico (Taxones se refiere al taxón mínimo determinado, i.e. puede ser especie o un taxón superior).

Según se observa en la Figura 63 y la existe una cierta variación geográfica en la composición de la dieta en el rango de 9 a 17 cm. Esta variación es muy marcada en el caso de la depredación sobre la anchoa, que tiene un gradiente creciente al acercarnos al interior del Golfo de Vizcaya, siendo inexistente en la zona de Galicia, poco abundante en los sectores 2 y 3, y sin embargo es casi un 40% de la dieta en el sector más oriental. En este sector se produce en compensación un descenso importante del porcentaje en volumen de *G. argenteus* y de los crustáceos en general, ya que en este sector además del aumento de la anchoa se produce también un incremento en el volumen de jurel hasta un 7%, cuando en el resto de los sectores no llega al 2%. Un gradiente de igual signo se aprecia en el caso del misidáceo *L. typicus* de los sectores 1 a 3, sin embargo es muy escaso en el sector 4 al igual que el resto de los crustáceos.

Tabla 52. Composición de la dieta en volumen del rango de tallas de 9 a 17 cm por sectores geográficos. Incluyendo los principales grupos y las presas o grupos de presas con un 2% o más en al menos un sector.

	Sector 1	Sector 2	Sector 3	Sector 4
CRUSTACEOS	26.88	35.32	37.33	9.31
DECAPODA	15.82	22.32	18.56	5.67
Macrura: <i>Scyllarus</i> sp.	0.11	1.14	3.32	0.11
Natantia	15.60	20.06	14.45	5.49
<i>Alpheus glaber</i>	0.56	4.21	4.63	0.67
<i>Chlorotocus crassicornis</i>	1.90	4.19	0.47	0.00
<i>Processa</i> spp.	6.51	4.43	3.64	2.79
<i>Solenocera membranacea</i>	2.23	2.66	2.11	0.80
EUPHAUSIACEA	7.04	5.10	4.96	1.93
MYSIDACEA: <i>L. typicus</i>	2.79	6.05	11.35	1.21
MOLUSCOS	0.69	3.61	1.93	5.61
CEPHALOPODA	0.69	3.61	1.87	5.61
<i>Alloteuthis</i> spp.	0.16	2.57	0.33	4.52
TUNICATA: Salpidae	0.00	0.09	0.00	0.00
PECES	72.43	60.98	60.75	85.08
ANACANTHINI	55.47	45.12	41.02	27.13
Gadidae	46.63	36.60	37.34	25.93
<i>Gadiculus argenteus</i>	42.15	26.78	30.29	24.33
<i>Micromesistius pouassou</i>	2.28	9.82	7.05	1.60
<i>Trisopterus</i> spp.	1.64	0.00	0.00	0.00
Lotidae: <i>Gaidropsarus macrophthalmus</i>	2.05	4.67	0.92	1.20
Merlucciidae: <i>M. merluccius</i>	6.79	3.85	2.76	0.00
CALLIONYMOIDEI: Callionymidae: <i>Callionymus</i> spp.	0.78	0.18	1.50	1.04
GOBIOIDEI: Gobiidae Indeterminados	0.38	3.63	6.29	2.63
ISOSPONDYLI	3.61	5.78	2.79	38.97
Argentinidae: <i>A. sphyraena</i>	1.87	4.14	0.00	0.74
Engraulidae: <i>E. encrasicolus</i>	0.00	1.21	2.79	38.23
MYCTOPHOIDEI indet.	2.03	0.12	0.00	0.00
OPHIIDIOIDEI: Carapidae	2.58	0.00	0.58	0.13
<i>Echiodon dentatus</i>	1.95	0.00	0.58	0.13
PERCOIDEI	2.15	1.24	0.66	6.89
Carangidae: <i>T. trachurus</i>	1.83	1.24	0.66	6.89
PECES INDET.	5.34	4.86	7.91	8.29
No. Estómagos examinados	1220	896	965	523
No. Regurgitados	505	343	390	230
No. Vacíos	159	159	112	69
Repleción media	1.13	1.09	0.75	1.68
Longitud media	12.62	12.75	12.75	14.04

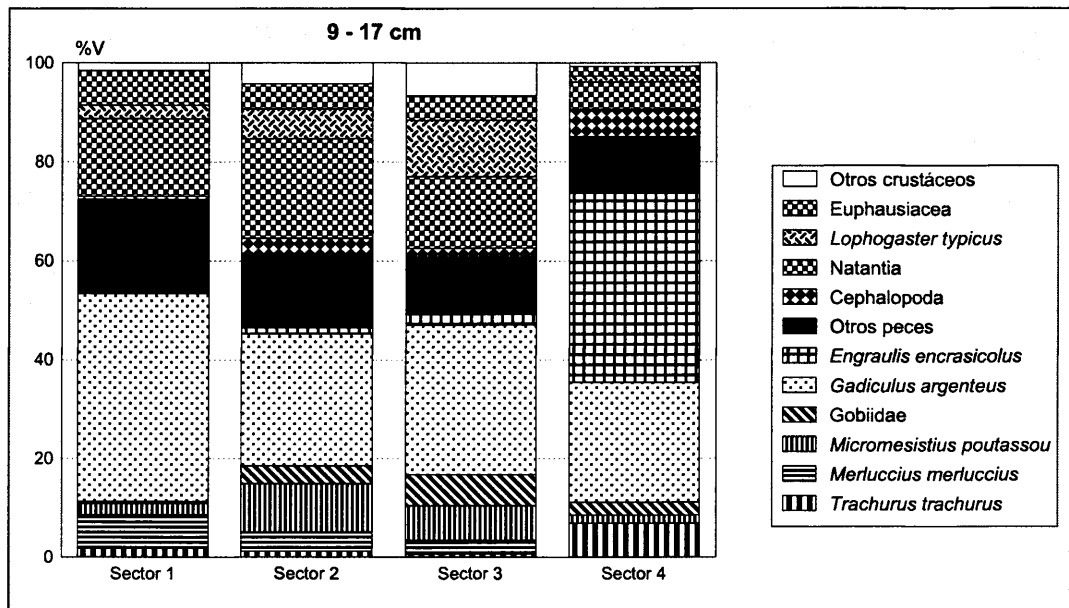


Figura 63. Composición de la dieta en volumen por sector geográfico en el rango de tallas de 9 a 17 cm.

El canibalismo presenta un patrón inverso al de la anchoa y *L. typicus*, descendiendo paulatinamente del 7% en el sector más occidental hasta desaparecer en la zona oriental a pesar del carácter más ictiófago de la dieta en este sector. El mismo gradiente se produce en el caso de la gamba *Processa* spp. que baja del 7% en la zona gallega hasta el 3% en la vasca. Una última variación destacable es el caso de la bacaladilla que constituye alrededor de un 2% en los dos sectores extremos, siendo bastante más importante en la zona central donde llega hasta a un 10% en el sector 2.

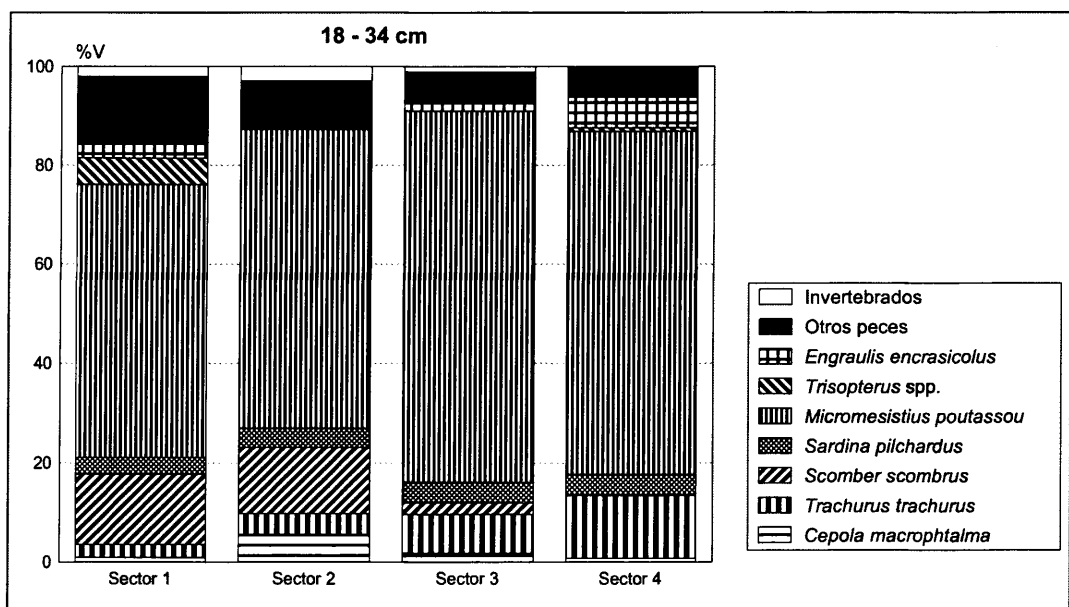


Figura 64. Composición de la dieta en volumen por sector geográfico en el rango de tallas de 18 a 34 cm.

En el rango de tallas de 18 a 34 cm (Figura 64 y Tabla 53) la importancia de la bacaladilla, que es más del 50% de la dieta en volumen en todos los sectores, hace que las diferencias geográficas sean

menos marcadas que en el caso de los individuos más pequeños. Sin embargo, existen algunas variaciones destacables, como son los gradientes inversos que presentan la caballa, que desciende hacia la zona oriental con alrededor de un 15% en los dos sectores occidentales y no aparece como presa en el sector 1, y el jurel, que presenta valores muy bajos en la zona occidental y aumenta en los sectores 3 y 4 llegando al 13% en la zona del País Vasco.

Al igual que en la dieta de las merluzas pequeñas, la anchoa aumenta su incidencia en la dieta en el sector 4, pero en este caso sí aparece en la zona gallega. Las fanecas (*Trisopterus* spp.) sólo aparecen en el sector 1, al igual que ocurría en el caso del rango de tallas menor, y por último reseñar la relativa importancia de la cépola en el sector 2 comparada con los demás.

Tabla 53. Composición de la dieta en volumen del rango de tallas de 18 a 34 cm por sectores geográficos. Incluyendo los principales grupos y las presas o grupos de presas con al menos un 1% en al menos un sector.

	Sector 1	Sector 2	Sector 3	Sector 4
CNIDARIA: Anthozoa	0.00	0.00	0.01	0.00
CRUSTACEOS	1.75	2.53	1.03	0.26
DECAPODA	1.71	2.47	0.98	0.11
Natantia	1.70	2.33	0.93	0.11
MOLUSCOS: CEPHALOPODA	0.19	0.41	0.08	0.00
PECES	98.06	97.04	98.88	99.74
ANACANTHINI	66.68	65.51	78.48	71.53
Gadidae	62.81	61.22	75.97	70.75
<i>Gadiculus argenteus</i>	2.47	0.76	1.10	1.42
<i>Micromesistius poutassou</i>	55.00	60.24	74.80	69.12
<i>Trisopterus</i> spp.	5.33	0.11	0.08	0.76
Lotidae: <i>Gaidropsarus macrophthalmus</i>	1.57	1.18	0.68	0.18
Merlucciidae: <i>Merluccius merluccius</i>	2.30	3.10	1.82	0.00
ISOSPONDYLI	7.92	4.42	5.95	10.55
Argentinidae: <i>Argentina sphyraena</i>	1.09	0.23	0.22	0.08
Clupeidae	4.07	3.91	4.18	4.25
<i>Sardina pilchardus</i>	3.35	3.91	4.18	4.25
Engraulidae: <i>Engraulis encrasicolus</i>	2.76	0.27	1.55	6.22
PERCOIDEI	3.55	9.79	9.66	13.47
Carangidae: <i>Trachurus trachurus</i>	2.59	4.18	7.82	12.69
Cepolidae: <i>Cepola macrophthalma</i>	0.96	5.61	1.84	0.78
SCOMBROIDEI: Scombridae: <i>Scomber scombrus</i>	14.21	13.31	2.27	0.00
PECES INDETERMINADOS	5.40	3.11	1.53	3.74
No. Estómagos examinados	622	500	514	751
No. Regurgitados	207	175	198	345
No. Vacíos	144	124	107	133
Repleción media	13.77	12.72	12.02	10.29
Longitud media	26.14	25.08	24.49	25.69

En el caso de los individuos de 35 a 69 cm (Figura 65 y Tabla 54), es necesario tener en cuenta lo limitado de las muestras, especialmente en el Sector 2 (ver Figura 62), por lo que los resultados obtenidos en el presente apartado deben ser considerados con precaución. Sin embargo los resultados en cuanto a la caballa, con gran importancia en los Sectores 1 y 2, reducida en el 3 e inexistente en el 4, coinciden con los observados en el rango de tallas anterior, lo que da una cierta consistencia a este resultado. Otro tanto ocurre con la sardina, que tanto en este rango de tallas como en el inmediatamente inferior, presenta una importancia similar en los cuatro sectores

considerados. De igual manera, el jurel presenta una limitada incidencia en el Sector 1, pero luego sube repentinamente en el Sector 2 para ir descendiendo hacia el este. La bacaladilla es la presa más destacable en los Sectores 3 y 4, constituyendo en ambos más de la mitad de la dieta, y también presenta una importancia destacable en el Sector 1 donde junto con la caballa llegan al 75% de la dieta en volumen. Sin embargo presenta una abundancia mucho menor en el Sector 2, aunque como ya se ha comentado, con los resultados de este sector hay que tener ciertas reservas por lo limitado del muestreo.

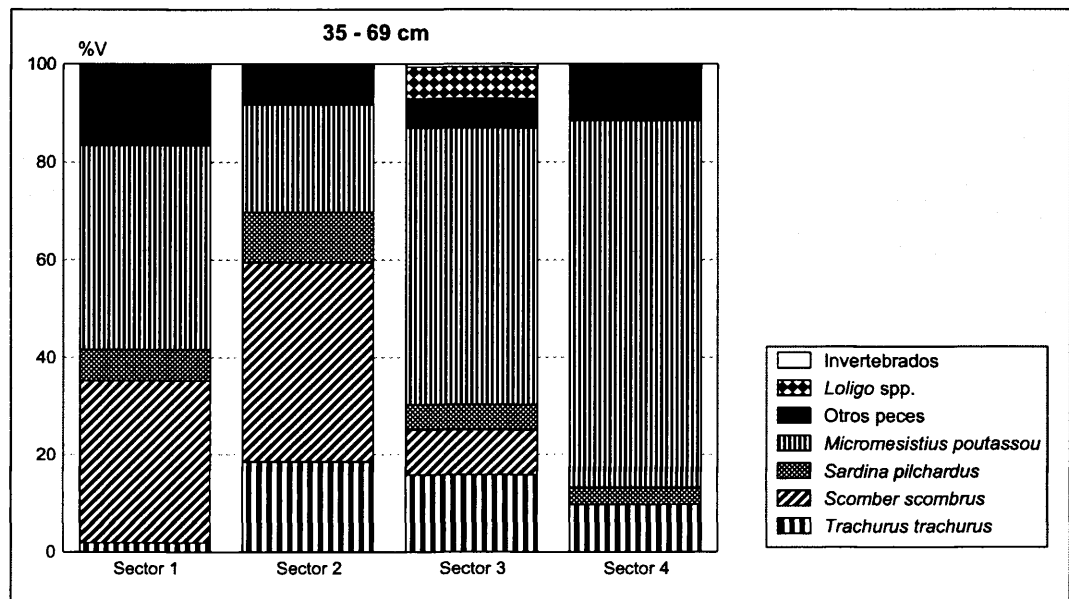


Figura 65. Composición de la dieta en volumen por sector geográfico en el rango de tallas de 35 a 69 cm.

Tabla 54. Composición de la dieta en volumen del rango de tallas de 35 a 69 cm por sectores geográficos. Incluyendo los principales grupos y las presas o grupos de presas con un 1% o más en al menos un sector.

	Sector 1	Sector 2	Sector 3	Sector 4
CRUSTACEOS	0.38	0.11	0.71	0.04
MOLUSCOS: CEPHALOPODA: Decapachia	0.00	0.19	6.33	0.12
<i>Loligo</i> spp.	0.00	0.00	6.33	0.00
PECES	99.62	99.70	92.96	99.83
ANACANTHINI	44.42	23.09	57.02	76.28
Gadidae	43.29	22.48	57.02	75.62
<i>Micromesistius poutassou</i>	41.95	21.96	56.61	75.20
Merlucciidae: <i>Merluccius merluccius</i>	1.13	0.62	0.00	0.67
ISOSPONDYLI	10.52	10.60	5.12	6.44
Argentinidae: <i>Argentina sphyraena</i>	1.32	0.28	0.00	0.00
Clupeidae	6.25	10.22	5.12	6.14
Clupeidae indeterminados	0.00	0.00	0.00	2.73
<i>Sardina pilchardus</i>	6.25	10.22	5.12	3.42
Engraulidae: <i>Engraulis encrasicolus</i>	2.94	0.10	0.00	0.29
PERCOIDEI	1.96	21.37	20.64	14.45
Carangidae: <i>Trachurus trachurus</i>	1.96	18.63	15.94	9.83
Cepolidae: <i>Cepola macrophthalmia</i>	0.00	2.73	3.74	4.20
SCOMBROIDEI: Scombridae: <i>Scomber scombrus</i>	33.30	40.84	9.22	0.00
PECES INDETERMINADOS	9.40	3.81	0.96	2.20
No. Estómagos examinados	357	165	258	250
No. Regurgitados	129	66	136	105
No. Vacíos	91	48	56	72
Repleción media	29.77	41.44	50.29	32.92
Longitud media	39.87	40.36	44.21	41.26

Por último, y como anécdota, citar la presencia de un 6% de calamar (*Loligo* sp.) en el Sector 3, que no aparece en el resto de los sectores y corresponde a un único estómago con un único calamar.

Tabla 55. Índices de solapamiento de Horn entre sectores geográficos para el rango de tallas 9 a 17 cm. En el triángulo inferior izquierdo se presentan los datos de dieta en volumen y en el superior derecho en número. I.C.: intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap.

Sector		1º	2º	3º	4º
1º	Horn		0.90	0.80	0.77
	I.C.		0.82-0.93	0.72-0.85	0.62-0.83
2º	Horn	0.86		0.93	0.84
	I.C.	0.74-0.88		0.87-0.94	0.73-0.87
3º	Horn	0.82	0.91		0.80
	I.C.	0.73-0.84	0.84-0.92		0.71-0.83
4º	Horn	0.61	0.67	0.68	
	I.C.	0.51-0.65	0.55-0.73	0.57-0.74	

De la Tabla 55 a la Tabla 57 se presentan los índices de solapamiento de Horn por sector en los tres rangos de talla estudiados. En el rango de tallas menor se observa que las mayores diferencias se producen, como era esperable, entre los sectores más alejados entre sí, es decir entre el más occidental y el más oriental, debido en parte a la gran importancia de la anchoa en la zona oriental y a la ausencia de esta misma especie presa en la zona gallega y a la situación contraria en el caso del canibalismo. Las menores diferencias se encuentran entre los dos sectores centrales. Todos los solapamientos presentan valores superiores a 0.6, aunque en el caso del volumen todos los solapamientos del sector 4, el más oriental, incluyen valores menores de este umbral en sus intervalos de confianza.

Tabla 56. Índices de solapamiento de Horn entre sectores geográficos para el rango de tallas 18 a 34 cm. En el triángulo inferior izquierdo se presentan los datos de dieta en volumen y en el superior derecho en número. I.C.: intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap.

Sector		1º	2º	3º	4º
1º	Horn		0.90	0.89	0.77
	I.C.		0.82-0.91	0.81-0.9	0.68-0.81
2º	Horn	0.93		0.90	0.72
	I.C.	0.85-0.95		0.81-0.9	0.62-0.77
3º	Horn	0.89	0.94		0.81
	I.C.	0.81-0.92	0.85-0.96		0.73-0.85
4º	Horn	0.83	0.83	0.95	
	I.C.	0.76-0.88	0.75-0.88	0.90-0.96	

El rango de tallas de 18 a 34 cm presenta una situación parecida a la del rango de tallas menor, aunque en este caso el menor solapamiento se produce en número entre el segundo y el cuarto sector, y los solapamientos son algo mayores que en el rango entre 8 y 17 cm, de forma que en ninguno de ellos se alcanzan valores menores de 0.6 ni siquiera en los intervalos de confianza. Este incremento de los solapamientos es lógico ya que en este rango de tallas la gran predominancia de

la bacaladilla en la dieta es común a todos los sectores, centrándose las diferencias en presas menos importantes para la merluza como la anchoa, la cépola o la caballa.

Tabla 57. Índices de solapamiento de Horn entre sectores geográficos para el rango de tallas 35 a 69 cm. En el triángulo inferior izquierdo se presentan los datos de dieta en volumen y en el superior derecho en número. I.C.: intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap.

Sector		1°	2°	3°	4°
1°	Horn		0.86	0.76	0.65
	I.C.		0.71-0.89	0.62-0.82	0.53-0.72
2°	Horn	0.87		0.84	0.77
	I.C.	0.7-0.94		0.69-0.89	0.63-0.81
3°	Horn	0.79	0.80		0.84
	I.C.	0.62-0.88	0.57-0.90		0.72-0.87
4°	Horn	0.70	0.63	0.88	
	I.C.	0.58-0.77	0.41-0.76	0.74-0.93	

Por último en el rango de tallas de 35 a 69 cm las mayores diferencias también las encontramos entre los sectores segundo y cuarto en el caso del volumen y entre el primero y el cuarto en el caso del número, en este caso por la importancia de la caballa en la zona occidental que está totalmente ausente en la oriental, donde se ve reemplazada por la bacaladilla.

Según se observa en la Figura 66, a partir de las dietas en volumen no se encuentra un patrón geográfico claro de amplitud de dieta, tanto en el rango de tallas más pequeño como en el mayor parece haber una mayor amplitud en la zona central, es decir en los sectores 2 y 3; pero las diferencias no son, en general, significativas si tenemos en cuenta los intervalos de confianza al 95%. En el rango intermedio los sectores con una mayor amplitud de dieta son los dos occidentales, siendo este parámetro bastante más bajo en los dos sectores orientales.

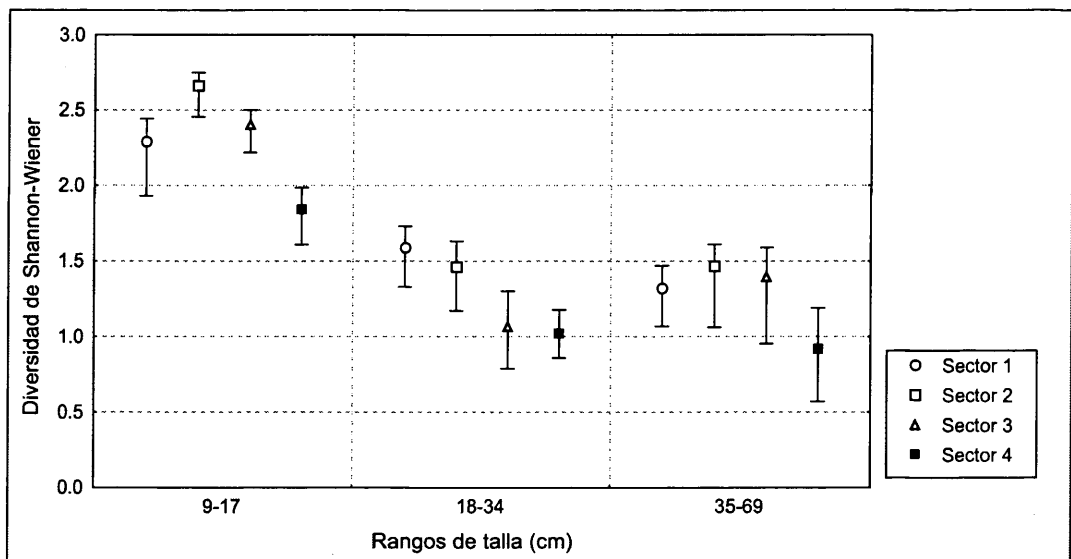


Figura 66. Amplitud de dieta (índice de diversidad de Shannon-Wiener) por sector geográfico y rangos de talla a partir de las dietas en volumen.

La Figura 67 presenta la amplitud a partir de la dieta en número, que muestra unos resultados algo distintos ya que, por ejemplo en el rango de tallas más pequeñas, la menor amplitud de dieta se da en la zona gallega o sector 1, mientras los otros tres tienen valores muy semejantes. En los dos rangos de tallas mayores los resultados son muy similares a los de la amplitud de dieta para los datos en volumen.

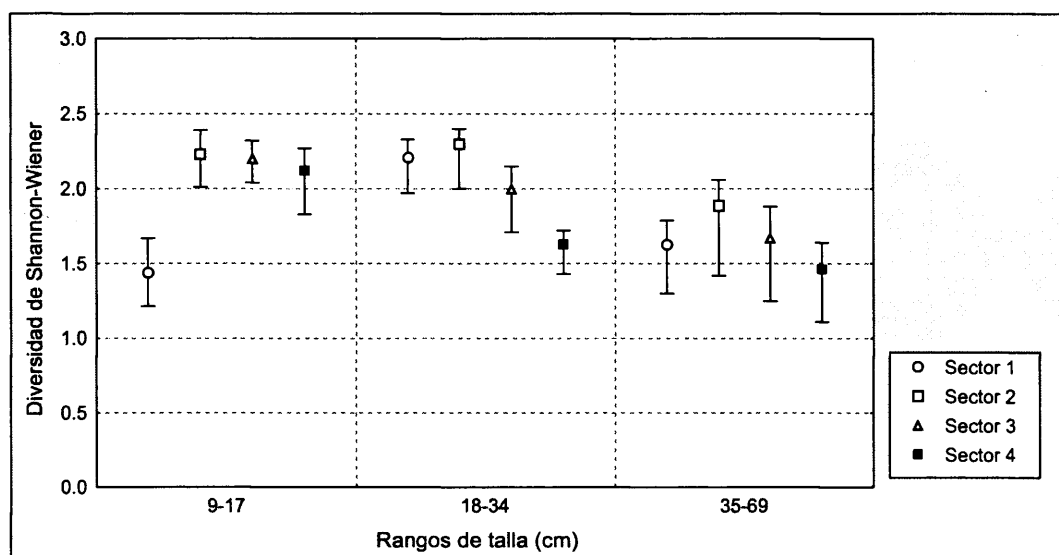


Figura 67. Amplitud de dieta (índice de diversidad de Shannon-Wiener) por sector geográfico y rangos de talla a partir de las dietas en número.

Siguiendo la clasificación de Rosecchi & Nouaze (1985), las presas principales para el rango de 9 a 17 cm (Tabla 58) presentan un gradiente de oriente a occidente en el caso del IRI, con los eufausiáceos como única presa principal en la zona gallega, y acompañados del *G. argenteus* en la zona galaico-asturiana del Sector 2. En el Sector 3 los eufausiáceos dejan de ser presa principal y aparece el misidáceo *L. typicus* junto con el *G. argenteus*, para terminar dominando en la zona vasco-cántabra la anchoa acompañada también del *G. argenteus*. Como ocurría en casos anteriores las presas principales definidas por el MFI son más variadas y tienen más importancia los peces o presas más grandes que en el caso del IRI, así destaca el *G. argenteus* que es la primera presa en todos los sectores menos el 4º, donde queda por detrás de la anchoa; también los eufausiáceos presentan gran importancia siendo presa principal en los tres sectores más orientales. Las presas secundarias del IRI son el *G. argenteus* en el sector 1, el *L. typicus* en el 2º y los eufausiáceos en el 3º, mientras que en el último quedarían hasta el 75% cubierto por la anchoa y el *G. argenteus*. En el caso del MFI encontramos, al igual que entre las principales, una gran variedad de presas que van desde los peces indeterminados o la merluza a los góbidos o el macruro *Scyllarus* sp., dependiendo del sector. El Sector 2, y en menor medida el 3, es el que presenta una mayor variedad de presas

principales y secundarias al utilizar el MFI para definirlas, llegando hasta cinco principales y seis secundarias, lo que coincide con los resultados sobre la amplitud de dieta expuestos anteriormente.

Tabla 58. Clasificación de las presas de la merluza por sector geográfico y rango de tallas según el criterio de Rosecchi & Nouaze (1985). (indet.: Indeterminados)

9-17 cm		Sector 1	Sector 2	Sector 3	Sector 4
Principales Hasta 50%	IRI	Euphausiacea.	Euphausiacea, <i>G. argenteus</i> .	<i>L. typicus</i> , <i>G. argenteus</i>	<i>E. encrasicolus</i> , <i>G. argenteus</i>
	MFI	<i>G. argenteus</i> , Euphausiacea	<i>G.</i> Euphausiacea, Natantia <i>Processa</i> spp.	<i>argenteus</i> , <i>G. argenteus</i> , <i>L. typicus</i> , <i>L. typicus</i> Euphausiacea, indet.. Peces indet..	<i>E. encrasicolus</i> , <i>G. argenteus</i>
Secundarias Hasta 75%	IRI	<i>G. argenteus</i>	<i>L. typicus</i>	Euphausiacea	-
	MFI	<i>Processa</i> spp., Peces indet. Natantia indet. <i>L. typicus</i> , <i>M. merluccius</i>	Peces indet.. <i>A. glaber</i> , Gobiidae, <i>M. poutassou</i> , <i>C. crassicornis</i> , Amphipoda	<i>S. arctus</i> , Gobiidae, Natantia indet.. <i>A. glaber</i>	Peces indet., Euphausiacea, <i>T. trachurus</i> , <i>Processa</i> spp.
Accesorias	IRI	Resto	Resto	Resto	Resto
	MFI	Resto	Resto	Resto	Resto
18-34 cm		Sector 1	Sector 2	Sector 3	Sector 4
Principales Hasta 50%	IRI	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>
	MFI	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>
Secundarias Hasta 75%	IRI	-	-	-	-
	MFI	Peces indet., <i>S. scombrus</i> , <i>G. argenteus</i> , <i>T. trachurus</i>	<i>S. scombrus</i> , Peces indet., <i>T. trachurus</i>	<i>T. trachurus</i>	<i>T. trachurus</i> , <i>E. encrasicolus</i>
Accesorias	IRI	Resto	Resto	Resto	Resto
	MFI	Resto	Resto	Resto	Resto
35-69 cm		Sector 1	Sector 2	Sector 3	Sector 4
Principales Hasta 50%	IRI	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i> , <i>S. scombrus</i>	<i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i>
	MFI	<i>M. poutassou</i> .	<i>S. scombrus</i> , <i>M. poutassou</i>	<i>M. poutassou</i> , <i>S. scombrus</i>	<i>M. poutassou</i> .
Secundarias Hasta 75%	IRI	-	-	<i>S. scombrus</i>	-
	MFI	<i>T. trachurus</i> , <i>S. scombrus</i>	<i>T. trachurus</i>	Peces indet.	<i>T. trachurus</i>
Accesorias	IRI	Resto	Resto	Resto	Resto
	MFI	Resto	Resto	Resto	Resto

En el rango de 18 a 34 cm la única especie principal definida por ambos índices es la bacaladilla, que además es la única secundaria definida por el IRI, mientras que en el MFI encontramos otras especies de peces entre las que destaca la caballa en la zona occidental (Sectores 1 y 2), y el jurel en la oriental (Sectores 3 y 4), que también aparece en los dos sectores occidentales como última especie secundaria. En el sector 4 además está la anchoa que pasa de ser una de las dos especies principales en el rango de tallas menores, a la segunda especie secundaria en las merluzas de 18 a 34 cm.

Por último en el rango de tallas mayores, de 35 a 69 cm, encontramos también a la bacaladilla como presa principal en todos los sectores y con ambos índices a excepción del sector 2 en que las presas principales son la caballa y la bacaladilla, lo mismo que ocurre en el sector 3 pero sólo con el MFI. Las presas secundarias de este rango de tallas también son peces de tamaño medio-grande como el jurel y la caballa, y prácticamente sólo están definidas por el MFI, ya que en el caso del IRI la presa principal y secundaria es la bacaladilla junto con la caballa en los sectores 2 y 3.

5.3 Discusión

5.3.1 Variación batimétrica

5.3.1.1 Incidencia de la regurgitación

Tal y como se apuntó en Velasco y Olaso (1998a), según los resultados obtenidos no parece haber relación clara entre la profundidad y la incidencia de la regurgitación, de hecho los resultados parecen indicar que, en todo caso, la regurgitación podría descender con la profundidad. Este resultado contrasta con los resultados de Bowman (1986) en el caso de *M. bilinearis*, o Hickling (1927) en el caso de la merluza europea, aunque este último autor hace referencia a la evaginación del estómago más que a la regurgitación del alimento en el sentido estricto, puesto que no estudia la presencia de restos de alimento en la boca. La diferencia con *M. bilinearis* puede ser debida a la diferente distribución batimétrica de ambas especies, ya que esta especie, al menos en los datos de Bowman (1986), tiene una distribución batimétrica más somera que la merluza europea; pero también es posible que el cambio más brusco de presión en los últimos metros, el estrés de la captura y por supuesto la velocidad de virada sean factores más determinantes que la profundidad en si misma, como parecen corroborar los resultados del reciente experimento de marcado de merluza realizado por Pontual *et al.* (2003), en el cual se maximizaba la supervivencia extremando la lentitud de la virada del arte y acortando la duración de los lances para evitar capturas grandes con los consiguientes daños para la merluza. Sin embargo, también hay que tener en cuenta que en este experimento las merluzas fueron capturadas siempre a menos de 100 m y si se detectó un aumento de la mortalidad en la captura con la profundidad (*Op. cit.*) lo cual confirmaría que si existe una relación entre regurgitación y profundidad esta es más marcada en los últimos metros antes de llegar a la superficie, especialmente teniendo en cuenta el amplio rango batimétrico de la merluza y su escasa abundancia en aguas someras (Sánchez, 1993).

5.3.1.2 Variación del volumen estomacal y el V%BW medios

La falta de patrones claros en el porcentaje de vacuidad con la profundidad parece indicar que, si hay diferencias batimétricas de intensidad de alimentación éstas han de deberse a una mayor ingesta, bien de presas mayores bien de más presas.

El que en las merluzas de 9 a 39 cm se detecte un mayor volumen estomacal medio y un mayor V%BW en los estratos de profundidad intermedios (91-150 m y 151-250 m), en los que la merluza tiene mayor abundancia en el Cantábrico y Galicia (Sánchez, 1993), parece indicar que la merluza se sitúa principalmente donde hay una mayor abundancia de presas idóneas para ella. Así, en las

merluzas de 18 a 29 cm encontramos un importante incremento del V%BW en el estrato de 151 a 250 m coincidiendo con un importante incremento de bacaladilla en la dieta, ya que es en estas profundidades en las que los individuos medianos de *M. poutassou* son más abundantes en el Cantábrico y Galicia (Sánchez, 1993; Carrera *et al.*, 2001).

En el caso de las merluzas mayores de 40 cm, el único estrato de profundidad en el que se detecta una mayor intensidad de alimentación (volumen estomacal y V%BW medios, pero sin diferencias significativas) es el de más profundidad, lo que también de alguna forma podría explicar porqué las merluzas mayores se sitúan a más profundidad que las menores si de esta forma pueden obtener una mayor intensidad de alimentación. Esta diferente distribución batimétrica también favorecería la separación de distintos rangos de talla, y como sugirió Sánchez (1993) con las merluzas pequeñas o cariocas a menor profundidad que las mayores, en zonas en las que la bacaladilla no abunda, reduciría la incidencia del canibalismo; y no hay que olvidar que éste es la principal fuente de competencia entre los distintos rangos de talla ya que, como se ha descrito en la Sección 3.2.2.7, la competencia por la misma fuente de alimento entre el rango de tallas pequeño y los mayores es pequeña y no significativa (< 0.6 índice de Horn), especialmente en el caso de los dos rangos de tallas extremos, con un solapamiento de dieta menor de 0.3, lo que hace que se pueda considerar que no existe una competencia por la dieta.

5.3.1.3 Composición de la dieta

Al igual que ocurre con la variación estacional en la composición de la dieta, las variaciones batimétricas en la composición de la dieta reflejan, al menos en parte, la mayor disponibilidad de las presas como indican por ejemplo:

El descenso de la importancia de *Alloteuthis* spp. con la profundidad en el rango predadores de 9-17 cm, con mayor importancia en volumen a menos de 90 m, siendo *Alloteuthis media* (Linnaeus, 1758) una de las especies dominantes en el estrato costero definido por Olaso (1990).

La mayor importancia en la dieta de *G. argenteus* a partir de 91 metros entre las merluzas de 9 a 17 cm y su práctica inexistencia a menos profundidad, o la mayor importancia de *Argentina sphyraena* Linnaeus (1758) en los estratos de menos de 150 m en los rangos de talla de menos de 35 cm, coincidentes en ambos casos con la distribución de estas especies en la zona según Sánchez (1993).

La mayor importancia en los estratos más someros de especies con comportamiento pelágico o semipelágico y distribuidas a poca profundidad, como el jurel, la sardina, la anchoa, la boga o la

caballa (Sánchez, 1993), todas ellas presas de tamaño medio-grande, lo que hace que sólo aparezcan como presas características en los dos rangos de talla mayores (merluzas mayores de 18 cm).

La escasa importancia de la bacaladilla en la dieta de todos los rangos de tallas en el estrato de menos de 90 m, estrato en el que esta especie es muy escasa en la zona (Sánchez, 1993). Su importancia en la dieta en el estrato de 91-150 m siempre es menor que en los estratos más profundos, en los que la bacaladilla es también más abundante (*Op. Cit.*).

Un resultado llamativo es la aparición de sardina en la dieta en estratos profundos, concretamente en el estrato de 251 a 400 m en el caso de las merluzas de 18 a 35 cm, y en todos los estratos de 151 a 650 m en el caso de las merluzas mayores de 35 cm, ya que a estas profundidades es muy rara la aparición de sardina (Porteiro *et al.*, 1996; y Carrera & Porteiro, 2003). Una posible explicación a este resultado sería que estas capturas se produjeran durante las migraciones batimétricas circadianas de la merluza, ya que en esta zona la pendiente de la plataforma es muy pronunciada, lo que facilitaría estas migraciones y el que especies pelágicas, que habitualmente se mantienen cerca de la superficie, fueran capturadas por merluzas cerca de la superficie en sus ascensiones en la columna de agua. Una explicación alternativa es que se trate de la sardina que tradicionalmente se utiliza como cebo por los barcos de pincho (palangre de fondo) con mucha tradición en el País Vasco (todos estos estómagos de estratos profundos provienen del sector más oriental) donde es tradicional el uso de sardina como cebo (Puente, 1993), el que todos los casos procedan del sector más oriental, donde más tradición tienen los pincheros que utilizan la sardina como cebo, y el que en varios casos se tratara de pedazos de sardina en estado de digestión 2, parece darle cierto peso a esta última hipótesis, que en cualquier caso no se puede confirmar con la información disponible.

En las merluzas pequeñas disminuye la importancia de los peces presa en el estrato de más profundidad, algo que puede deberse a que las tallas de peces que encuentra a estas profundidades son mayores que en los estratos más someros (Pereiro y Fernández, 1983, Macpherson & Duarte, 1991)

Guichet & Meriel-Bussy (1970) establecieron la existencia de una correlación positiva entre la abundancia de las merluzas adultas y la de bacaladilla adulta (su principal alimento) en el norte del golfo de Vizcaya, hipótesis que ya había sido apuntada anteriormente por Hickling (1927). Los resultados expuestos en la sección anterior parecen indicar asimismo que la merluza tiene una mayor intensidad de alimentación en las zonas en las que la bacaladilla tiene una mayor

importancia en volumen en la dieta, lo que proporciona una posible explicación a la asociación propuesta por Guichet & Meriel-Bussy (1970), es decir que la merluza se sitúa preferentemente en las zonas donde hay bacaladilla, ya que ésta parece es su presa principal en la zona de estudio, y la que le proporciona una mayor intensidad de alimentación.

Los resultados en cuanto a la amplitud de la dieta por estrato de profundidad coinciden con los de la riqueza en el área de estudio obtenidos por Sánchez (1993) y Sánchez & Serrano (2003) al estudiar las comunidades de peces en el mar Cantábrico y sus variaciones a lo largo de la década de los 90. Estos autores encuentran una mayor riqueza de especies en el otoño en los estratos definidos como costero y medio (30-90 m y 91-150 m respectivamente) que en los otros tres estratos definidos por el autor (de 151 a 650 m). En la época de primavera las diferencias son menos claras y varían en los distintos sectores. Sin embargo, al estudiar la diversidad estos mismos autores encuentran que ésta aumenta hacia los extremos de profundidad, los estratos más someros y los más profundos, frente a los estratos centrales (aproximadamente de 151 a 500 m), resultado que no se corresponde con la variación de la amplitud de dieta de la merluza. En cualquier caso Sánchez & Serrano (2003) encuentran variación interanual en los resultados, y concretamente que la diversidad a lo largo de los años 90 parece ser menor en los años con fuertes afloramientos, entre los cuales estos autores citan varios de los incluidos en el presente estudio (de entre los estudiados, de 1993 a 1999, encuentran diversidades más altas entre 1994 y 1997), al tiempo que encuentran que la diversidad de las comunidades de peces en la zona está relacionada con las variaciones en la abundancia de *M. poutassou*, cuya alta abundancia en ciertos años hace descender la diversidad en los estratos en los que se concentra esta especie.

Por el contrario los resultados obtenidos presentan, en principio, un patrón opuesto al encontrado por Olaso (1990) al estudiar las comunidades del megabentos invertebrado en la plataforma cantábrica, ya que en el caso de los invertebrados la riqueza media tiende a aumentar con la profundidad, y respecto a la diversidad los resultados varían también entre otoño y primavera, no existiendo muchas variaciones en primavera y siendo en general menor la diversidad en otoño en los estratos de menos profundidad (30 a 139 m). Ahora bien, es necesario precisar que en el mencionado trabajo se estudian globalmente los distintos grupos del megabentos invertebrado, y es posible que los resultados variaran al considerar únicamente las presas de la merluza pertenecientes al megabentos, principalmente gambas y cefalópodos.

Estas diferencias pueden tener distintas explicaciones, entre las que evidentemente la que debe tener más peso es la dieta predominantemente ictiófaga de la merluza y el enorme peso de la

bacaladilla en la dieta, que se hace más manifiesto con la profundidad. Pero también podría producirse un sesgo en la información recogida por la mayor facilidad de identificación de peces presa, que en muchos casos se identifican a nivel de especie gracias a los otolitos, frente a pequeños invertebrados presa, que excepto en el caso de los crustáceos decápodos, plantean mayor dificultad de determinación al carecer de partes duras fácilmente identificables *de visu*.

5.3.2 Variación geográfica

5.3.2.1 Variación de la vacuidad, el volumen estomacal y el V%BW medios

La falta de patrones claros en los distintos apartados relacionados con la intensidad de alimentación y la distribución geográfica sugiere el que, al contrario que ocurre en el caso de la profundidad, dentro del área de estudio no existen zonas en las que la merluza encuentre claras ventajas de alimentación en el sentido de una mayor disponibilidad de determinadas presas que le permitan una mayor intensidad de alimentación. A este respecto hay que tener en cuenta dos aspectos: que el área de estudio está alejada de los límites de la distribución de la especie, con lo que, en cuanto a la dieta de la merluza, se puede considerar una zona relativamente pequeña y homogénea y no se detectan efectos borde, como los que se detectan por ejemplo en el caso de la variación batimétrica de la dieta, en la que encontramos rangos de talla distribuidos preferentemente en alguno de los estratos y muy escasos o inexistentes en otros.

5.3.2.2 Composición de la dieta

Como ocurre con los factores de variación estudiados previamente, en el caso de la variación geográfica la variabilidad de la dieta refleja principalmente la mayor abundancia de unas especies u otras, es decir la disponibilidad de presas para la merluza, ejemplo de esta variación son entre otros la mayor abundancia de anchoa en el sector oriental de la zona de estudio, ya que la anchoa aparece principalmente en la zona del País Vasco, con más abundancia hacia el interior del Golfo de Vizcaya, especialmente en el caso de los juveniles de anchoa (Uriarte *et al.*, 1996; la clase 0 tiene una talla media alrededor de 12.5~14 cm según los años, Com. Pers. Villamor, Instituto Español de Oceanografía, Santander), la más pequeña y la que suele depredar la merluza pequeña (Ver Apartado 3.2.4.6). El jurel tiene una distribución geográfica variable dentro de la zona y un comportamiento semipelágico, que en el caso de los individuos de clase 0 está muy restringida a los estuarios (Abaunza *et al.* 1995, Sánchez *et al.* 1995, 2002), mientras que los individuos de clase 1 se distribuyen, al menos durante el otoño y en las campañas en las que están tomadas las muestras utilizadas, principalmente en la zona del Cantábrico. Y es en esta zona en la que

encontramos más abundancia en los estómagos de las merluzas de tamaño mediano (18–34 cm), que a su vez depredan principalmente sobre tallas de jurel próximas a la clase 1 mostrada en Sánchez *et al.* (1995 y 2002) como se observa en el Apartado 3.2.4.5. La mayor importancia en la dieta de los eufausiáceos en los Sectores 1 y 2 es probable que también esté relacionada con su mayor abundancia en estas zonas, ya que es en estas zonas, hasta Cabo Peñas, es donde es más importante la influencia de los afloramientos de la zona de Galicia (Molina, 1972, Botas *et al.*, 1990), tal y como se ha comentado en la Sección 1.3.2, y estos afloramientos producirían una mayor presencia de nutrientes en la columna de agua que favorecerían la abundancia de suprabentos, sin embargo la falta de información a gran escala sobre las abundancias y la distribución de los eufausiáceos, impide extraer conclusiones más concretas. El canibalismo, por citar un último ejemplo de la relación entre distribución de las presas y la dieta de la merluza, tiene más importancia en la zona occidental, en la parte de Galicia (Sector 1) y a continuación al oeste de Asturias (Sector 2), donde se localizan en orden de importancia las bolsas de reclutas de La Coruña y Peñas durante el otoño, época en la que se realizan las campañas, uno de cuyos objetivos principales es la estimación de la fuerza anual de su reclutamiento (Sánchez *et al.* 1995 y 2002).

La similar importancia de la sardina en la dieta en todos los estratos debe considerarse con cierta precaución, ya que en las merluzas mayores (>35 cm) hay pocos estómagos, y esta escasez es aún más marcada en los datos utilizados para el estudio de la variación geográfica (que no incluyen los datos de barcos comerciales) y en los estratos más someros, en los que la sardina es una presa relativamente importante.

La variación en la distribución de las especies es también la que determina en gran parte las diferencias en las presas principales y secundarias tanto por sectores como por estratos, tal y como se observa claramente en los resultados expuestos en la Tabla 58 para el rango de tallas pequeño (9–18 cm), con la anchoa como presa principal sólo en el sector oriental mientras en los demás ni siquiera es clasificada como presa secundaria. En las merluzas mayores (18–35 y >35 cm), la importancia de la bacaladilla en todos los sectores hace que las diferencias en las presas características se reflejen sólo en las secundarias, pero asimismo la anchoa aparece como presa secundaria sólo en el sector oriental en las merluzas de 18 a 35 cm.

En cuanto a las variaciones geográficas en la amplitud de la dieta, en el caso de los invertebrados Olaso (1990) encuentra una menor diversidad en la zona occidental del Cantábrico y muy pocas variaciones al margen de este dato. Asimismo González-Gurriarán y Olaso (1987) señalan la existencia de valores muy bajos e importantes variaciones en la diversidad de los crustáceos

decápodos en la plataforma gallega, hecho que atribuyen a las enormes variaciones interanuales de abundancia de *Polybius henslowii* Leach (1820); sin embargo dado que ésta es una presa muy ocasional de la merluza (ver Tabla 7, pag. 55) es sumamente improbable que este hecho tenga algún reflejo en la amplitud de dieta de la merluza y explique la menor diversidad encontrada en la zona gallega (Figura 66 y Figura 67). En cuanto a los peces, la mezcla de especies boreales más abundantes en las aguas más frías de la zona occidental y las más subtropicales que son más abundantes en el interior del Golfo de Vizcaya con la disminución de la influencia atlántica (Ibáñez, 1990; Sánchez & Serrano, 2003; Serrano *et al.*, 2006) podría explicar el que las mayores amplitudes de dieta se encuentren en los sectores intermedios, siendo los extremos menos diversos. Pero en cualquier caso, los resultados respecto a la variabilidad en la riqueza y la biodiversidad, tanto de Sánchez & Serrano (2003) como de Serrano *et al.* (2006), indican una importancia relativamente escasa de la "influencia atlántica" o aumento de la longitud, encontrando estos últimos autores gradientes inversos en la riqueza de la fauna epibentónica, que aumenta hacia el interior del Golfo de Vizcaya en los estratos más someros, y en el sentido contrario en los más profundos.

5.4 Conclusiones

- No se encuentra una relación entre profundidad y regurgitación, aparentemente el estrés de la captura, y el cambio de presión de los últimos metros son factores más importantes en la regurgitación del contenido estomacal de la merluza europea.
 - Las variaciones tanto batimétricas como geográficas en la composición de la dieta responden en gran medida la disponibilidad de las presas por profundidades y sectores geográficos.
 - Los reclutas de merluza (9-17 cm) tienen una dieta más ictiófaga en los estratos más someros, mientras que en los más profundos sus presas principales son crustáceos como los eufausiáceos.
 - Entre las merluzas juveniles y adultas (>18 cm) la diferenciación batimétrica sólo es clara entre el estrato más somero en el que *T. trachurus* y *S. pilchardus* (los clupeidos) son las presas principales, y el resto de estratos, en los que la predominancia de *M. poutassou* en la dieta hace que ésta sea mucho más uniforme.
 - El canibalismo es más frecuente en los estratos y sectores donde más abundan los reclutas de merluza, y entre los propios reclutas con pequeñas diferencias de talla y los juveniles que depredan sobre reclutas. Aún así la máxima importancia en el estrato y sector con más reclutas no pasa del 8% (merluzas menores de 18 cm en el sector occidental y el estrato de 91-150 m).
 - Por sectores geográficos no se aprecian grandes diferencias, siendo la única destacable la presencia de *E. encrasicolus* como presa de las merluzas menores de 18 cm en el Cantábrico oriental, ya que sólo en esta zona y este rango de tallas se puede considerar la anchoa presa principal de la merluza. En el resto de la zona de estudio, Cantábrico Occidental y norte de Galicia la dieta es más carcinófaga, siendo el suprabentos junto con *G. argenteus* las presas principales de las merluzas pequeñas.
-

Capítulo 6 Integración de los factores ecológicos que influyen en la dieta de la merluza

6.1 Material y métodos

6.1.1 Origen de los datos utilizados

Para estudiar la importancia relativa en la composición de la dieta de la merluza de los distintos factores estudiados en los capítulos anteriores (talla, estacionalidad, profundidad y zona geográfica), se ha utilizado el conjunto de los datos utilizados en los capítulos anteriores, realizando el mismo filtrado realizado en el Capítulo 3 para la agrupación de rangos de talla en función de la dieta según se describe en la Sección 3.1.3.2. El número de estómagos utilizados por rango de tallas, trimestre, sector y estrato de profundidad es el mostrado en la Tabla 59, siempre teniendo en cuenta que se excluyeron aquellas combinaciones con menos de cinco estómagos llenos.

Tabla 59. Número de estómagos por rango de talla, trimestre, sector geográfico y estrato de profundidad utilizados en los análisis de gradiente directo realizados en el presente capítulo.

Sector	Estrato	Rango de tallas (cm)														Total
		T9	T12	T15	T18	T21	T24	T27	T30	T35	T40	T45	T50	T55	T60	
Trimestre 1	1	≤90	-	-	-	5	-	-	-	10	-	-	-	-	-	15
		91-150	26	-	51	61	23	-	-	-	-	-	-	-	-	161
		151-250	22	59	62	70	26	-	-	-	-	-	-	-	-	239
		251-400	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		401-650	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		>650	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2	≤90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		91-150	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		151-250	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		251-400	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		401-650	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		>650	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	3	≤90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		91-150	-	38	40	42	24	24	19	-	-	-	14	-	-	222
		151-250	-	12	15	13	-	-	-	-	-	-	-	19	-	59
		251-400	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		401-650	-	-	-	-	-	-	-	-	23	63	65	-	-	151
		>650	-	-	-	-	-	-	-	-	18	58	45	-	8	129
	4	≤90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		91-150	-	-	7	22	24	31	19	28	-	-	-	-	-	131
		151-250	-	-	-	-	-	18	31	47	55	43	-	-	-	194
		251-400	-	-	-	-	-	15	70	125	174	108	28	-	-	520
		401-650	-	-	-	-	-	-	25	49	93	50	43	-	-	260
		>650	-	-	-	-	-	-	-	6	16	8	5	-	-	35
Trimestre 2	1	≤90	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		91-150	-	28	57	90	65	71	21	-	-	-	-	-	-	332
		151-250	-	64	81	125	83	-	-	-	-	-	-	-	-	353
		251-400	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		401-650	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		>650	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 59. (Cont.). Número de estómagos por rango de talla, trimestre, sector geográfico y estrato de profundidad utilizados en los análisis de gradiente directo realizados en el presente capítulo.

		Sector	Estrato	Rango de tallas (cm)													Total
				T9	T12	T15	T18	T21	T24	T27	T30	T35	T40	T45	T50	T55	
Trimestre 4	3	≤90	10	37	17	-	-	10	-	10	-	-	-	-	-	-	84
		91-150	115	206	168	101	95	79	61	113	111	71	23	-	8	-	1151
		151-250	189	223	136	63	69	52	39	57	28	16	-	-	-	-	872
		251-400	23	29	-	-	11	-	-	23	13	-	-	-	-	-	99
		401-650	-	-	-	-	-	-	-	-	27	55	46	-	-	-	128
		>650	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	23	54	56	30	163
	4	≤90	-	30	42	31	35	24	39	53	34	-	-	-	-	-	288
		91-150	50	159	167	114	57	61	69	64	35	25	-	-	-	-	801
		151-250	24	99	74	33	38	65	106	185	97	63	17	-	-	-	801
		251-400	-	20	-	-	-	19	41	107	151	266	134	24	21	-	783
		401-650	-	-	-	-	-	-	-	27	106	351	151	39	30	12	716
		>650	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total			1421	2619	1856	1433	1049	795	864	1563	1586	1984	1350	719	361	175	1775

6.1.2 Análisis utilizado

Para comparar la influencia en la dieta de la merluza de los distintos factores estudiados en los capítulos anteriores, (i.e. talla, profundidad, variabilidad geográfica y estacionalidad) se ha utilizado un análisis multivariante, aplicando una técnica de ordenación de gradiente directo o análisis canónico, con el fin de ver el efecto conjunto de las variables explicativas evaluadas en la aparición e importancia de las distintas presas y la afinidad entre ellas.

En los análisis de gradiente directo, la composición de especies (taxones presa en nuestro caso) está directamente relacionada con las condiciones ambientales medidas o las variables explicativas, es decir las especies son relacionadas con ejes de ordenación que son combinación lineal de las variables ambientales (Jongman *et al.*, 1987; ter Braak & Verdonschot, 1995). Este análisis parte de dos matrices, una de especies frente a muestras (grupos de estómagos en nuestro caso), y otra de variables explicativas frente a muestras. El uso de este tipo de análisis está contrastado en numerosos trabajos de ecología marina (Gamito, 1997; Mackie *et al.*, 1997; Saiz-Salinas & Urkiaga-Alberdi, 1999; Craeymeersch *et al.*, 2000 o Bull *et al.* 2001), así como en el caso particular de la ecología trófica (p. ej. Garrison & Link, 2000; Link *et al.* 2002, Floeter *et al.* 2004; o Jaworski & Ragnarsson, 2006). Su uso es equivalente al de las técnicas de ordenación jerárquica aplicadas en el apartado 3.2.2.6 pero incluyendo en el mismo análisis las variables ambientales.

En una primera aproximación se realizó un "*detrended canonical correspondence analysis*" (DCCA) para determinar si el modelo de respuesta de la matriz de presas a las variables explicativas es lineal o unimodal. Mediante este análisis se obtiene la longitud de gradiente de los ejes de

ordenación (Jongman *et al.*, 1987; Ter Braak & Prentice, 1988). Según Ter Braak & Smilauer (1998), en segmentos cortos de gradientes ecológicos (1^{er} eje < 3×SD, desviación estándar) es más apropiado un modelo de respuesta lineal, mientras que en segmentos largos (1^{er} eje > 4×SD) es recomendable un modelo unimodal. En nuestro caso la longitud del gradiente del primer eje fue de 3.02 SD, por lo que se optó por un modelo lineal mediante un análisis de redundancia o RDA (Ter Braak & Wiertz, 1994), teniendo en cuenta además que la varianza taxones presa – variables explicativas explicada por los dos primeros ejes fue mayor en el RDA (90.2%) que en el Análisis Canónico de Correspondencia (CCA: 75.4%).

En las técnicas canónicas los ejes de ordenación son forzados a ser combinación lineal de las variables explicativas incluidas en el análisis. El resultado final es una ordenación simultánea de las especies (taxones presa), las estaciones de muestreo (grupos de estómagos) y las variables explicativas utilizadas, en un espacio de tantas dimensiones como ejes se obtengan, aunque sólo los dos o tres primeros suelen proporcionar información útil para interpretar las interrelaciones entre especies, estaciones y variables explicativas. La representación gráfica de este modelo visualmente más asequible es en *biplot*: representación en un mismo plano con dos ejes de las variables ambientales que los forman y las especies en nuestro caso, ya que también se pueden representar la combinación de muestras y variables ambientales o especies y muestras. La representatividad de la ordenación se da en términos de *eigenvalues* de los ejes y de la varianza explicada. El peso de cada variable en la construcción de los ejes, es decir su importancia en la ordenación se obtiene a través de la correlación de las variables ambientales con los ejes. La significación de los métodos de ordenación directos, y la de cada variable se comprobaron mediante tests de permutación (Ter Braak & Verdonschot, 1995; Legendre & Legendre, 1998). Los análisis canónicos y los tests de permutación se hicieron en R (R Development Core Team, 2005) con el paquete *vegan* (Oksanen *et al.*, 2006).

El análisis se aplicó a la matriz de datos mencionada en el apartado anterior (Tabla 59); obtenida asignando cada predador al correspondiente: rango de talla, trimestre, sector geográfico y estrato de profundidad en que fue muestreado. A continuación, se obtuvo la composición de la dieta en cada una de esas combinaciones sumando el volumen para cada presa, y se estandarizó toda la matriz mediante el factor de corrección de regurgitados. En la construcción de esta matriz se utilizó por tanto el mismo procedimiento seguido para estudiar la ordenación de los rangos de talla en función de su dieta (Sección 3.1.3.2, ver Fórmula 11.b), y asimismo por congruencia con la metodología aplicada en dicha sección se estandarizó la matriz mediante la raíz cuarta reduciendo

así la escala de las presas más abundantes. Por último se filtraron/agruparon los taxones presa con los mismos criterios utilizados en la mencionada sección, y se excluyeron de la matriz aquellos taxones presa que aparecían en menos de cinco grupos y aquellas combinaciones de factores que contenían menos de cinco estómagos llenos. El resultado final fue una matriz de 318 muestras (combinación de rango de talla, estrato de profundidad, sector geográfico y trimestre) y 44 taxones presa, según la lista de taxones presa presentada en la Tabla 60.

A continuación se construyó una matriz con las variables explicativas para cada una de las 318 agrupaciones de estómagos estudiadas, matriz en la que se incluyeron las siguientes variables explicativas:

- **Talla:** variable semicuantitativa utilizando como valor discontinuo la inicial del rango. No se trata de una variable ambiental al uso, pero se puede considerar al predador como un “muestreador”, y dado que su talla condiciona qué presas va a “muestrear” se puede utilizar como “variable ambiental” en este tipo de análisis, aproximación ya realizada en estudios previos (p.ej: Garrison & Link, 2000; Jaworski & Ragnarsson, 2006).
 - **Profundidad:** dado que los estratos utilizados en el Capítulo 5 no son uniformes, y éste es uno de los factores fundamentales en la distribución de la fauna en la zona (Olaso, 1990, Sánchez, 1993), se incluyó como variable continua utilizando la media de la profundidad a la que fueron capturados cada uno de los predadores en el grupo. Recordemos que el estrato batimétrico es uno de los criterios para formar los grupos, por lo que todos los peces han sido capturados en el mismo estrato, pero así se contempla de forma más realista la variación dentro de los mismos, con valores entre 65 m y 812 m, que mediante los estratos batimétricos de 1 a 6.
 - **Sector geográfico:** se introdujo como variable cualitativa ordinal con signo negativo (i.e. - 4 el más occidental a -1 el más oriental) con lo que la variable explicativa se denominará Factor Atlántico al estar relacionado con la creciente meridionalización que se produce al disminuir la influencia atlántica hacia el interior del Golfo de Vizcaya (Ibáñez, 1990, Sánchez & Serrano, 2003; Serrano *et al.*, 2006).
 - **Trimestre (o estación):** dado el carácter cíclico de las estaciones, en vez de introducir los trimestres con valores ordenados de 1 a 4, configuración que el análisis siempre interpretaría como gradiente sin tener en cuenta su carácter cíclico, se incluyó como variable cualitativa nominal como un factor sin orden con niveles T1, T2, T3 y T4.
-

Se comprobó que la contribución de estas cuatro variables explicativas al modelo era significativa ($p(F) < 0.05$), y su orden de inclusión en el modelo se decidió por el orden decreciente de proporción de varianza explicada por cada variable explicativa realizando análisis de redundancia individuales en los que se incluyó el resto de las variables explicativas como covariables (ter Braak & Verdonschot, 1995).

En los *biplots*, representación gráfica del análisis, las variables explicativas continuas se representan mediante flechas que indican su dirección de máximo cambio a lo largo del diagrama, y la proyección de los taxones presa sobre la correspondiente flecha da una idea de su media ponderada con respecto a la variable. La variable cualitativa nominal Trimestre se representa mediante el centroide de las muestras pertenecientes a cada una de las cuatro categorías.

6.2 Resultados

La Figura 68 muestra la relación entre las presas en la dieta de la merluza y las variables explicativas incluidas en el análisis. Los dos ejes representados son combinación de las variables explicativas (flechas), que tienen por tanto contribución distinta a cada eje.

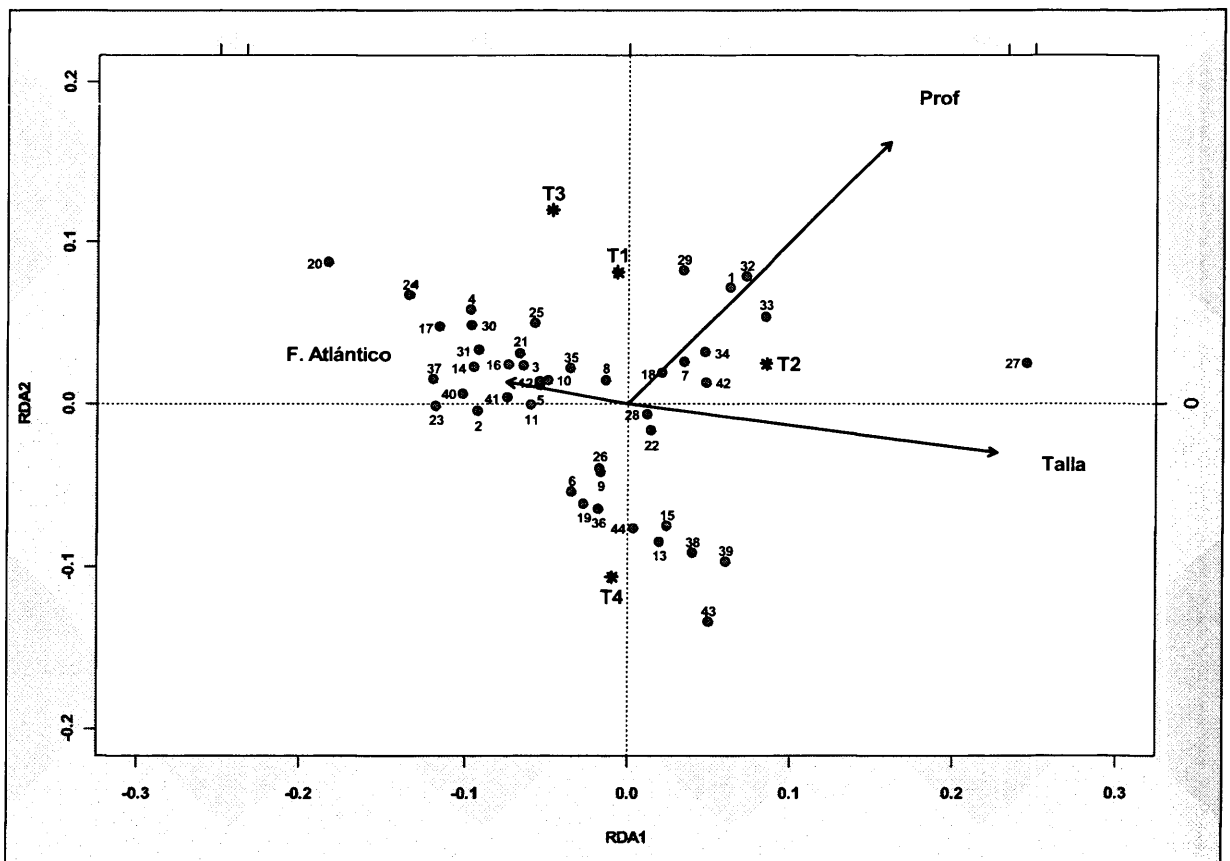


Figura 68. Diagrama de ordenación canónica (RDA) de especies (ver Tabla 60) frente a variables explicativas. Varianza explicada por los ejes: 28.2% de las especies y 90.2% de la relación entre especies y las variables explicativas. Eigenvalues: I: 0.232, II: 0.049; III: 0.010. Significación del test de permutaciones (p) < 0.005.

Tabla 60. Códigos utilizados para identificar a las presas en la Figura 68. (indet... Indeterminados).

1 Alepocephalidae indet.	10 Carapidae indet.	19 <i>E. encrasicolus</i>	28 <i>Munida</i> spp.	37 <i>Processa</i> spp
2 <i>Alloteuthis</i> spp.	11 Crust Decapoda indet.	20 Euphausiacea indet.	29 Myctophoidae indet.	38 <i>S. pilchardus</i>
3 <i>A. glaber</i>	12 Cephalopoda indet.	21 <i>G. argenteus</i>	30 Mysidacea indet.	39 <i>S. scombrus</i>
4 Amphipoda indet.	13 <i>C. macrophthalma</i>	22 Gadidae indet.	31 Natantia indet.	40 <i>Scyllarus</i> sp.
5 <i>G. macrophthalmus</i>	14 <i>C. crassicornis</i>	23 Gobioidae+Callionymoidae	32 <i>P. multidentata</i>	41 <i>S. membranacea</i>
6 <i>A. sphyraena</i>	15 Clupeidae indet.	24 <i>L. typicus</i>	33 <i>P. sivaço</i>	42 Stomiatoidei indet.
7 <i>G. zoea</i>	16 Crangonidae indet.	25 <i>M. muelleri</i>	34 <i>P. blennoides</i>	43 <i>T. trachurus</i>
8 Brachyura indet.	17 Crustacea indet.	26 <i>M. merluccius</i>	35 <i>P. heterocarpus</i>	44 <i>Trisopterus</i> spp.
9 <i>C. aper</i>	18 <i>D. bonnier</i>	27 <i>M. poutassou</i>	36 Pleuronectoidei indet.	

Según estos resultados las variables más discriminantes son: talla, profundidad y Factor Atlántico, con claro peso en el eje principal. Mientras que al eje secundario contribuyen la profundidad y en menor medida la variación estacional, destacando la situación de los centroides de los trimestres 4 y 3.

Tanto en la representación gráfica del resultado del análisis, como en los resultados de la significación de las variables explicativas (Tabla 61), es evidente la gran importancia de la talla y la profundidad, los dos factores, de entre los estudiados, con más peso en la dieta de la merluza en el mar Cantábrico y Galicia. Asimismo se observa que estos dos factores están muy interrelacionados entre sí; mientras que el Factor Atlántico es opuesto a la variable talla y tiene una importancia mucho menor que aquella. Por último, la variable trimestre, o componente estacional es la que menos discriminación aporta al modelo, aunque su contribución sigue siendo significativa.

Tabla 61. Resultado del test de permutación para la significación del análisis de redundancia (g.l.: Grados de libertad, Var: varianza, Número de permutaciones: 100).

	g.l.	Var.	F	P(>F)	
Talla	1	0.570	14.21	< 0.01	***
Profundidad	1	0.129	3.21	< 0.01	***
F. Atlántico	1	0.048	1.21	< 0.01	***
Trimestre	3	0.055	0.46	< 0.01	***
Residual	44	1.767			
Significación:	0: ****	0.001: ***	0.01: **	0.05: *	0.1: ' '

En la Figura 69 se presentan los grupos de taxones presa que se observan en la ordenación resultante del RDA. Mientras que en la Figura 70 a la Figura 73 se presentan ejemplos de la distribución a lo largo de los gradientes de los factores estudiados de algunas presas características de los grupos identificados en la Figura 69. Estas gráficas se obtuvieron a partir de la matriz de taxones presa utilizada en el análisis de redundancia sin aplicar la transformación de raíz cuarta (ver Fórmula 11.b) utilizada para disminuir el peso de las especies muy abundantes. Así, por ejemplo, en el caso de la primera gráfica de *M. poutassou* en la Figura 70, por rango de tallas, cada barra corresponde a la distribución de volúmenes (cuartiles, máximo y mínimo excluidos los ceros) por los factores estrato, sector y trimestre, en el correspondiente rango de tallas; en el segundo gráfico,

por estrato batimétrico, es la distribución por rango de tallas, sector y trimestre en el correspondiente estrato, y así sucesivamente en los dos gráficos siguientes.

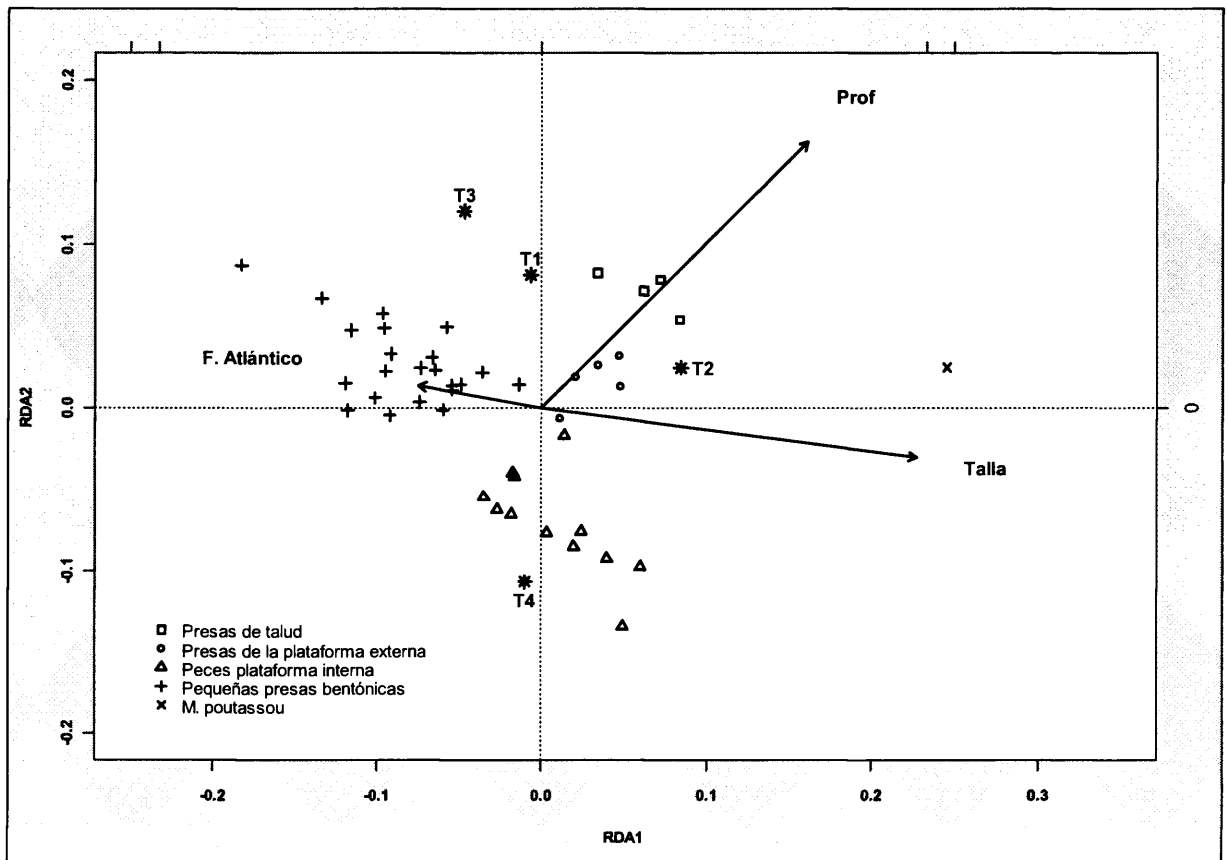


Figura 69. Diagrama de ordenación canónica (RDA) de especies (ver Figura 68) frente a las variables explicativas. Mostrando los principales grupos de presas marcados en el análisis.

A primera vista, es obvia la singularidad en el análisis de *M. poutassou*, responsable en parte del poder discriminante de la talla y la profundidad. Como se observa en la Figura 70, su singularidad se debe, tanto a su importancia entre las tallas grandes y a profundidad, como al destacado volumen estomacal que representa en comparación con el resto de los taxones presa como se puede ver comparando los valores de los ejes de ordenadas de los distintos gráficos presentados (no olvidemos que la matriz está formada por volúmenes reales reflejando así, no la importancia relativa en la composición de la dieta, sino su valor absoluto).

El resto de los taxones presa, según se muestra en la Figura 69, se pueden clasificar en:

- **Presas del borde del talud:** (p. ej. Alepocephalidae indeterminados y las gambas de profundidad *P. multidentata* y *P. sivado*; ver Figura 70). Presas con una marcada relación con la profundidad, distribuidas preferentemente en los estratos 5 y 6, a más de 400 m, y predadas por merluzas mayores de 35 cm.

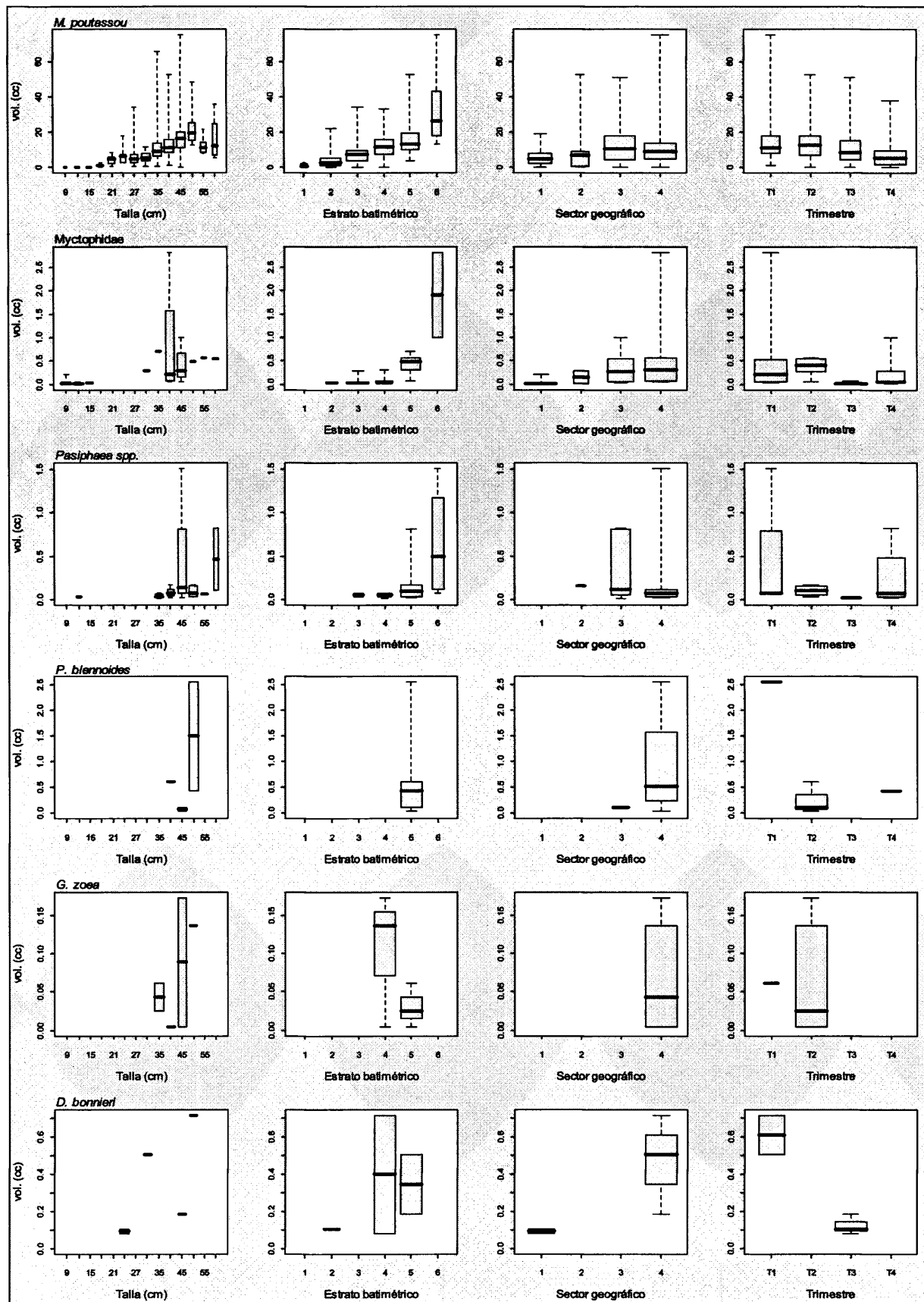


Figura 70. Distribución en la matriz de abundancias en los estómagos de los taxones presa: *M. poutassou*, *Myctophidae*, *Pasiphaea* spp., *P. blennoides*, *G. zoea* y *D. bonnier*, por los factores talla, estrato batimétrico, sector geográfico y trimestre. La anchura de las barras es proporcional al número de datos.

- Presas de la plataforma externa: (p. ej. *Phycis blennoides* (Brünnich, 1768), y los crustáceos *G. zoea*, *D. bonnierii*; ver Figura 70) presas situadas a menor profundidad que las anteriores, pero en los estratos batimétricos 4 y 5 (400-650 m), y que son también predadas por merluzas mayores de 35 cm.

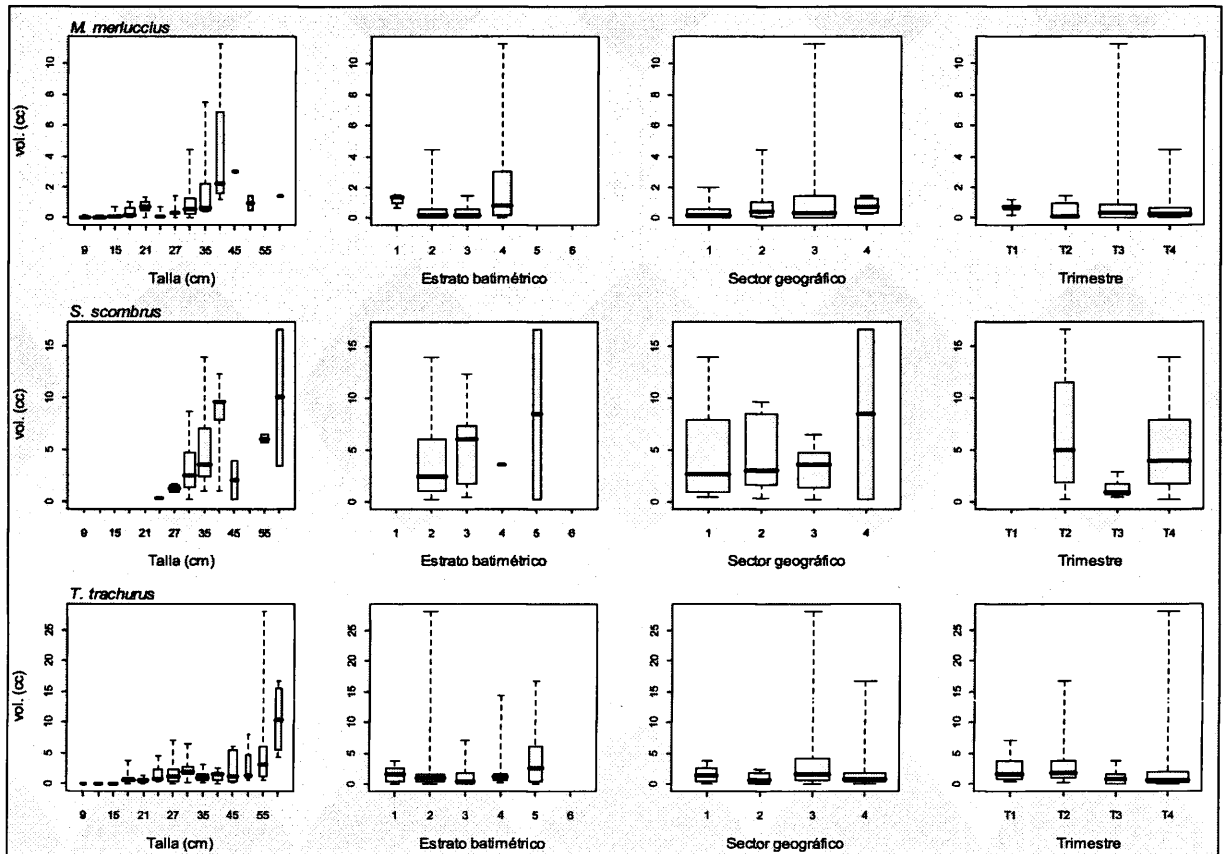


Figura 71. Distribución en la matriz de abundancias en los estómagos de los taxones presa: *M. merluccius*, *S. scombrus* y *T. trachurus* por los factores talla, estrato batimétrico, sector geográfico y trimestre. La anchura de las barras es proporcional al número de datos.

- Peces de la plataforma interna y media: (p. ej. *M. merluccius*, *S. scombrus* o *T. trachurus*; ver Figura 71) presas predadas por merluzas de tamaño variado, pero que por tratarse de presas grandes tienen un peso destacable en las tallas grandes del predador, al tiempo que su importancia es destacable en los estratos someros (a menos de 400 m). Todos ellos son peces de tamaño medio – grande dentro de las presas de la merluza.

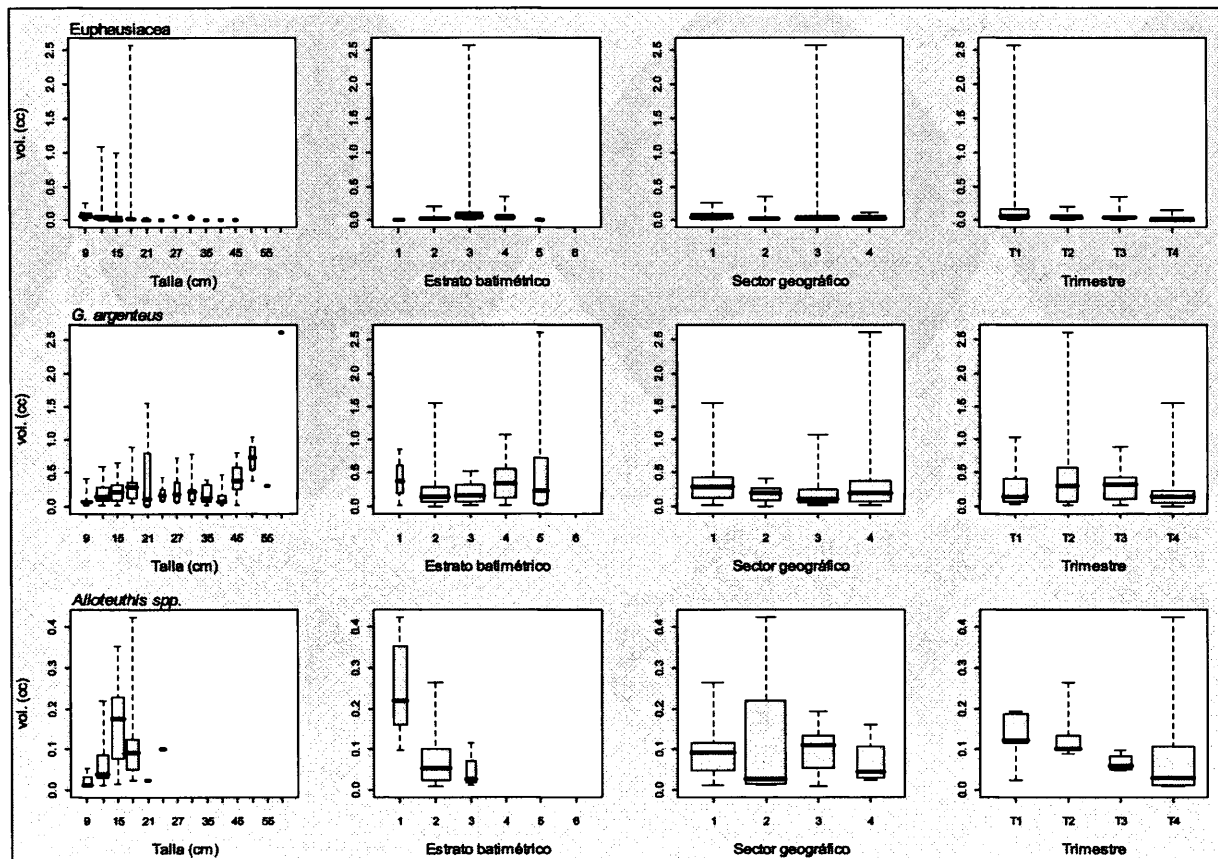


Figura 72. Distribución en la matriz de abundancias en los estómagos de los taxones presa: Euphausiacea, *G. argenteus* y *Alloteuthis* spp., por los factores talla, estrato batimétrico, sector geográfico y trimestre. La anchura de las barras es proporcional al número de datos.

- Presas pequeñas de la plataforma interna-media (p. ej. Euphausiacea, *G. argenteus* o *Alloteuthis* spp.; ver Figura 72) este grupo engloba a un conjunto heterogéneo de crustáceos, peces y moluscos de pequeño tamaño predados principalmente por merluzas pequeñas o medianas, en general de estratos someros, aunque hay un gradiente que va desde el *Alloteuthis* spp., predado principalmente a menos de 150 m, a presas con un rango batimétrico más amplio como el *G. argenteus* o los Euphausiacea. A pesar del carácter bentónico de varias de las presas (e.g. *Alpheus glaber* (Olivi, 1792), *L. typicus*, Cephalopoda indeterminados) son la talla de la presa y el volumen que ocupa, los factores más determinantes en la definición de este grupo; así encontramos algunas presas de marcado carácter batipelágico como *Maurolicus muelleri* (Gmelin, 1789), u otras demersales, como es el caso de *G. argenteus*.

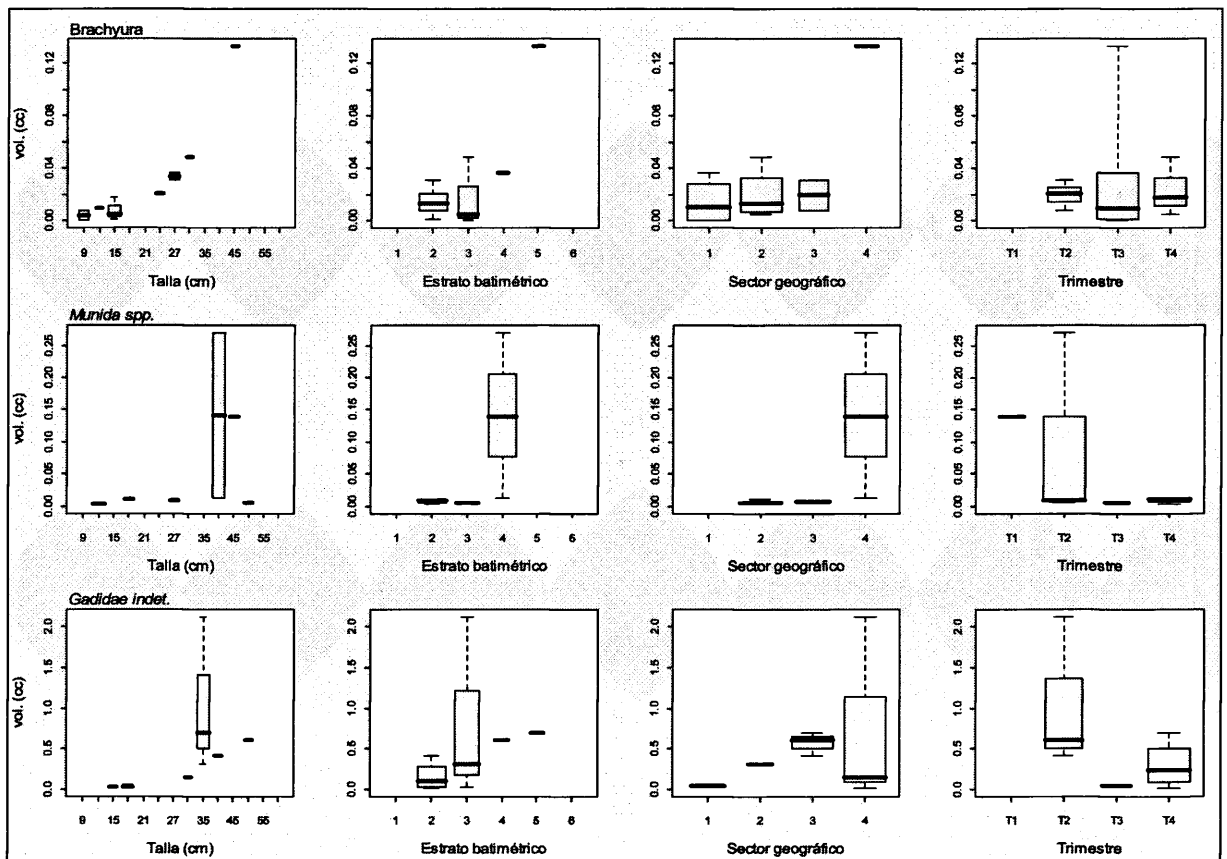


Figura 73. Distribución en la matriz de abundancias en los estómagos de los taxones presa: *Munida* spp., *Brachyura*, *Gadidae* indet., por los factores talla, estrato batimétrico, sector geográfico y trimestre. La anchura de las barras es proporcional al número de datos.

Dentro de esta clasificación hay algunos taxones presa que presentan una situación intermedia que dificulta su asignación a los grupos mencionados. Los taxones presa de asignación menos clara se presentan en la Figura 73, así los *Brachyura* se han incluido en el grupo de las presas pequeñas, aunque se sitúan en el extremo de este grupo muy próximas al centro de la distribución debido a que, a pesar de ser predados principalmente en estratos someros por merluzas pequeñas y con volumen reducidos, aparecen también en tallas medianas y en estratos de más profundidad. El taxón presa de las *Munida* spp. se ha agrupado con las presas de la plataforma externa dado que aparecen principalmente en el estrato de 251-400 m y son predadas por merluzas de tamaño medio – grande, aunque por su tamaño y hábitat también podrían agruparse con el grupo de las pequeñas presas bentónicas. Por último los *gádidos* indeterminados se han agrupado con los peces de la plataforma interna, aunque su situación es claramente intermedia entre el grupo de peces de la plataforma interna y las presas de la plataforma externa, lo que por otra parte es lógico puesto que puede incluir presas tan variadas como *G. macrophthalmus*, *P. blennoides*, *Trisopterus* spp., *G. argenteus* o la propia merluza.

En cuanto a la variabilidad trimestral, a pesar de que se ha visto la existencia de variaciones estacionales en la composición de la dieta en el Capítulo 4, en el presente análisis la interpretación de los resultados en el gráfico se complica por la diferente distribución de los estómagos en las sucesivas subdivisiones rango de talla/estrato/sector y trimestre. Este problema se hace evidente al ver, por ejemplo, la distribución por tallas y trimestres de los estómagos que forman la matriz inicial del análisis (Tabla 59), en la que las tallas pequeñas proceden en su mayoría del tercer y cuarto trimestres, que es cuando se produce el reclutamiento al fondo de la merluza. Por otra parte se puede ver cómo las campañas, realizadas en su mayor parte en el cuarto trimestre proporcionan la mayor parte de las muestras, ya que como se ha dicho anteriormente, el excluir los datos de las campañas y concentrarnos sólo en los muestreos anuales (1993-4 y 1997) como se hizo en el Capítulo 4 al estudiar específicamente la variación estacional, hacía que por la sucesiva subdivisión por factores de la muestra reducía mucho la posibilidad de análisis de los distintos factores.

Este hecho, unido a que la estacionalidad es, de los cuatro estudiados, el factor menos relevante en la diferenciación de la dieta de la merluza; y a que, como se vio en el Capítulo 4, las diferencias estacionales también se producen de distinta forma dentro de cada rango de tallas, hace muy difícil extraer una imagen de la influencia de la estacionalidad en el resultado del RDA.

6.3 Discusión

El uso de técnicas multivariantes de análisis canónico en estudios de alimentación ofrece una lectura adicional a la proporcionada por los estudios de estructura de comunidades *sensu stricto*. A diferencia de estos últimos, en los que se determina el efecto de las variables ambientales sobre la distribución de las especies (p.ej. Bull *et al.*, 2001; Serrano *et al.*, 2006), en los estudios tróficos se superponen la ecología del predador y la ecología de las presas (Garrison & Link, 2000; Jaworski & Ragnarsson, 2006). En el caso que nos ocupa, la ecología trófica de la merluza, esto es evidente. La discriminación de las presas está determinada por las dos variables de más peso en el análisis, la talla del predador y la profundidad. La primera de ellas es dependiente del predador y por tanto determinada por la ecología de la merluza, mientras que la profundidad es obviamente una variable que afecta tanto a presas como predadores. Esta influencia de la talla y la profundidad en la dieta de la merluza ya fue señalada por González *et al.* (1985), quienes concluían que existía una relación triunívoca entre el tipo de alimentación de la merluza, la talla del pez y la profundidad a la que se alimenta.

La gran importancia de la talla en el análisis de los factores que influyen en la composición de la dieta, es un resultado que se repite en muchos de los trabajos sobre las relaciones tróficas que adoptan esta misma metodología de análisis y contemplan influencia de la talla en la variabilidad de la dieta (Garrison & Link, 2000, Link & Garrison, 2002; Link *et al.*, 2002, o Jaworski & Ragnarsson, 2006), especialmente en el caso de los peces piscívoros, como la merluza. Este es un resultado lógico, ya que normalmente se detecta con el incremento de talla el paso a una dieta piscívora y cambios en los peces presa al incrementarse la talla del predador; sin embargo la influencia de la talla no parece ser tan determinante en el caso de peces que se alimentan de invertebrados, como puede ser el caso de varios de los peces planos estudiados por Link *et al.* (2002). Una excepción a este patrón son los resultados de Jaworski & Ragnarsson (2006) sobre la dieta del carbonero en aguas islandesas, estos autores encuentran que su dieta está compuesta principalmente por peces y eufausiáceos a lo largo de toda su ontogenia, pero sin embargo las especies de peces cambian estacionalmente, con lo que la principal fuente de variación en este caso es la estación; sin embargo hay que tener en cuenta que, en el citado trabajo, las muestras de carbonero no cubren las tallas más pequeñas (<17 cm), en las que los invertebrados tienen una mayor importancia en su dieta (Robb, 1981).

La gran importancia de la profundidad como factor determinante en la dieta de la merluza, según nuestros resultados, se debe obviamente a tres hechos:

- la profundidad es el factor más determinante, o al menos uno de los principales, en la estructura de los agrupamientos faunísticos del mar Cantábrico y Galicia, tanto entre la megafauna bentónica y epibentónica (Olaso, 1990; Martínez y Adarraga, 2001; Serrano *et al.*, 2006) como entre los peces demersales en los fondos blandos (Sánchez, 1993; y Sánchez & Serrano, 2003);
- el carácter euribatial de la merluza (Sánchez, 1994b; y Sánchez *et al.*, 2003)
- la distribución diferencial a lo largo de su ontogenia, de forma que los peces mayores ocupan, o al menos se mueven hasta mayores profundidades.

La separación de presas muestra la existencia de cinco grupos en respuesta a las dos variables citadas y reflejando principalmente la distribución batimétrica de presas y grupos de edad del predador y el tamaño de presa. El tamaño de presa tiene un importante efecto discriminante en el presente análisis, al estar construida la matriz de taxones presa con volúmenes (cc.) en vez de porcentajes de composición de la dieta. Sin embargo este efecto discriminante es mucho más marcado en la plataforma interna y media, donde cohabitan merluzas grandes y pequeñas, al contrario de los

grupos de plataforma externa y borde de talud, donde casi exclusivamente aparecen las tallas mayores (Pereiro y Fernández, 1983; Sánchez, 1993; y ver el apartado sobre la variación batimétrica de la dieta en el Capítulo 5). Además la magnitud del consumo sobre *M. poutassou* minimiza la importancia del resto de las presas que aparecen en estos estratos (ver Figura 70). Atendiendo a estos criterios los grupos de presas obtenidos siguen el siguiente patrón:

- **Presas pequeñas de plataforma interna y media (65–250 m):** aprovechadas principalmente por las merluzas de menor tamaño. En su mayoría son invertebrados, aunque aparecen algunos peces de pequeño tamaño. En este grupo se engloban especies típicas de estos fondos, junto a otras de rango batimétrico más amplio pero predadas mayormente por merluzas de estos fondos. Es el caso de *C. crassicornis*, *Plesionika heterocarpus* (Costa, 1871), *S. membranacea* y *A. glaber*, Natantia euribaticales en la zona de estudio (Lagardere, 1970; Sorbe, 1987; Freire *et al.*, 1991; Fariña & Pereiro, 1995) pero que aparecen en este grupo de presas por ser predadas por merluzas pequeñas y medianas.
 - **Peces grandes de plataforma interna y media (65–250 m):** todos ellos alcanzan tamaño mediano-grande respecto al rango de tallas de las presas de la merluza y por tanto son predados por los predadores de mayor tamaño. Engloba un grupo de peces característicos de la plataforma interna como *Capros aper* (Linnaeus, 1758), *A. sphyraena*, *Trisopterus* spp., *C. macrophthalmus* (Sánchez *et al.*, 2002; Sánchez & Serrano, 2003) o de toda plataforma como la propia merluza (Sánchez, 1994b; Sánchez *et al.*, 2002) o los Pleuronectidae (Sánchez *et al.*, 2002).
 - **Presas de la plataforma externa (251–650 m):** en los estratos de más profundidad no se produce la separación por tallas que determina la formación de los dos grupos anteriores, encontramos así un único grupo de presas de tamaño heterogéneo, caracterizadas por ser predadas por tallas grandes de merluza y por su afinidad por el estrato 200–400 m. Por ejemplo, entre el grupo de plataforma externa aparecen integradas con presas mayores otras de tamaño similar a los Natantia citados en el grupo de las presas pequeñas de menores fondos. Es el caso de *D. bonnieri* con una afinidad por la plataforma externa (González-Gurriarán & Olaso, 1987; Fariña & Pereiro, 1995). El grupo de presas de plataforma externa lo completan especies cuya ecología las sitúa en esos fondos, tanto grandes como *P. blennoides* (Sánchez *et al.*, 2002), o pequeñas como *G. zoea*, incluida en este grupo aunque Lagardere (1976) sitúa sus adultos en el estrato 1200–2500.
-

- **Presas del borde de talud (>400 m):** el grupo de presas de borde de talud, tampoco está segregado por tamaños, y está formado por cuatro especies batipelágicas descritas a fondos superiores a 400 m, como los Natantia *P. sivado* y *P. multidentata* (Lagardere, 1970, 1973, 1976) y los peces de las familias Myctophidae y Alepocephalidae (Quero *et al.*, 2003). Las merluzas que habitan estos fondos son de tallas grandes que como se ha comentado en el capítulo 3 predan especies de tamaño grande como los Alepocephalidae o la propia bacaladilla, y presas de tamaño pequeño-mediano, como las *Pasiphaea* spp., que en muchos casos son una segunda presa que complementa la capacidad estomacal al no encontrar presas adecuadas de mayor tamaño.
- **Bacaladilla:** El grupo restante está formado por una sola especie, *M. poutassou*, que es el taxón presa que más se discrimina frente al resto, a favor de las tallas altas de predador y las mayores profundidades. Tratándose de una especie ubicua en la plataforma a partir de los 100 m aproximadamente (Sánchez *et al.*, 2002) su discriminación se debe a su gran importancia dentro de la dieta de la merluza, y a que en los estratos más profundos la bacaladilla es la única presa grande con una importancia destacable, puesto que ambas especies, merluza y bacaladilla, tienen el mismo patrón de variación batimétrica a lo largo de la ontogenia con las tallas mayores habitando las mayores profundidades (Pereiro y Fernández, 1983).

En los análisis canónicos, las especies que ocupan posiciones cercanas al centroide de los gráficos suelen ser presas eurióicas presentes en todos los valores de los gradientes ambientales, es decir de carácter ubicuo, o por el contrario presas estenóicas que ocupan los valores medios de las variables dominantes. En el presente estudio, tres presas ocupan estas posiciones centrales: Brachyura indeterminados, Gadidae indeterminados y *Munida* spp. Las dos primeras deben su carácter ubicuo a la indeterminación taxonómica, pues pueden englobar desde especies con afinidad por fondos someros, a menos de 200 m, como *Goneplax rhomboides* (Linnaeus, 1758) y *Liocarcinus depurator* (Linnaeus, 1758) (Falciái & Minervini, 1992) en el primer caso, o *Trisopterus* spp (Sánchez *et al.*, 2002) en el segundo, hasta presas con preferencia por fondos más profundos, como *Macropipus tuberculatus* (Roux, 1830) y *Bathynectes maravigna* (Prestranchea, 1839) (Falciái & Minervini, 1992) en el primer caso; y *G. argenteus* o *G. macrophthalmus* (Sánchez *et al.*, 2002) en el segundo. El carácter ubicuo de la presa *Munida* spp no es tan evidente, pues en la zona de estudio este género aparece con mayor abundancia a más de 200 m (Lagardere, 1973; Freire *et al.*, 1992), si bien las dos especies mayoritarias (*M. intermedia* Milne-Edwards & Bouvier, 1899 y *M.*

sarsi Huus, 1935) presentan una cierta segregación batimétrica (Freire et al., 1992; Valeiras et al., 2006), pues *Muniya iris* (Milne-Edwards, 1880) era una especie menos abundante en los años del muestreo, y ha ido colonizando la zona con posterioridad (Valeiras et al., 2006). La razón de su situación alejada de tanto las presas pequeñas como las de plataforma externa, puede ser que aunque su distribución sea más profunda, es predado por merluzas de tamaños medios a menos fondos, y por ello ocupe el centro de los gradientes de talla y profundidad.

Un factor que no se ha tenido en cuenta en este análisis es el tipo de sustrato (la temperatura y salinidad son variables dependientes de la profundidad, y en menor medida del Factor Atlántico y del trimestre, por lo que indirectamente sí han sido evaluados). Sin embargo, el tipo de sustrato es un factor clave en la ecología de la mayoría de las presas, especialmente para los invertebrados bentónicos (p.e. Basford et al., 1989; Serrano et al., 2006), pero no tanto sobre la ecología de la merluza. La merluza es uno de los predadores apicales de los ecosistemas de plataforma en la costa norte española (Sánchez & Serrano, 2003) y ocupa un rango muy amplio de condiciones ambientales, incluyendo diferentes tipos de sustrato. Por ello sus presas son tanto eurióticas, como estenóticas adaptadas a ambientes muy diferentes. En los resultados obtenidos en este capítulo no se produce una segregación clara por presas con afinidad por distintos tipos de sustrato, si bien la mayoría de ellas son especies relacionadas con zonas de arenas fangosas como *S. membranacea* (González-Gurriarán & Olaso, 1987), *Processa* spp (Sorbe, 1987), *A. glaber* (Lagardere, 1970, 1973; Smaldon, 1979), Crangonidae (Lagardere, 1973). Esta segregación, al igual que la clara oposición del Factor Atlántico al factor talla, y en cierta medida a la profundidad, tienen que ver con que, aunque la merluza europea como especie se puede considerar euriótica, sus reclutas (<20 cm) tienen unas preferencias más definidas, y se concentran en fondos fangosos de la plataforma media a 90-180 m (Sánchez, 1994b, Sánchez et al. 2002). Por ello en el mar Cantábrico aparecen en la zona de Galicia y Cabo Peñas, ya que en la parte oriental estos fondos sedimentarios se encuentran en la plataforma externa, a mayores profundidades, lo que hace que las presas pequeñas de la plataforma interna-media, es decir las de las merluzas pequeñas, aparezcan más cerca del centroide del Factor Atlántico o zona más occidental.

6.4 Conclusiones

- La dieta de la merluza en el Mar Cantábrico y Galicia está determinada principalmente por la talla y la profundidad, con una menor influencia del *Factor Atlántico*, o longitud geográfica, y la estacionalidad.
 - La influencia del *Factor Atlántico* está claramente relacionada con las concentraciones de reclutas en las bolsas de Galicia y Cabo Peñas, en la zona más occidental del área de estudio.
 - Las presas de la merluza en el Cantábrico y Galicia, en función de la talla y la profundidad se pueden clasificar en cinco grandes grupos: i) presas pequeñas de la plataforma interna y media; ii) presas grandes de la plataforma interna y media; iii) presas de la plataforma exterior; iv) presas del borde del talud; y v) la bacaladilla, que por su excepcional importancia en la dieta de la merluza constituye un grupo único y singular.
 - La talla de las presas produce, en los estratos de plataforma media y plataforma interna, una separación de las mismas en dos grupos: presas grandes (peces) y presas pequeñas. Sin embargo en los estratos más profundos, en que son escasos o no habitan los reclutas y juveniles de merluza, el tamaño de la presa sólo separa a la bacaladilla de todas las demás presas; ya que, aunque algunas son de tamaño grande, son tan ocasionales que su papel se ve minimizado e igualado al de las presas pequeñas.
-

Capítulo 7 Estimación del consumo de la merluza y ciclo diario de alimentación

7.1 Material y métodos

7.1.1 Datos de contenidos estomacales

Los contenidos estomacales utilizados para la estimación del consumo en la merluza son los mismos utilizados para la descripción de la variación estacional de la dieta de la merluza y han sido descritos en profundidad en el Capítulo 4 (Ver Tabla 29 en pág. 121). La única salvedad es que la estimación del consumo según el modelo de evacuación gástrica, explicado en el Capítulo 2, hace necesario disponer de los contenidos estomacales en peso en vez de en volumen, que es como originalmente se obtuvieron, para ello se ha utilizado la regresión entre el volumen medido con el trofómetro y el peso expuesta en el apartado 2.2 (ver Figura 6).

7.1.2 Conversión de tallas a edades y relaciones talla-peso

Además, para estimar el consumo por clase de edad es necesario transformar los datos por tallas en edades, para ello se optó por asignar a cada individuo una edad utilizando una clave determinística (Hilborn & Walters, 1992) a partir del modelo de crecimiento de Von Bertalanffy para la merluza dado por Piñeiro y Saínza (2003) y explicado en el apartado 1.2.3. Este método no tiene en cuenta la variación individual de la tasa de crecimiento y el solapamiento entre edades en la distribución de tallas, pero sin embargo se optó por él al no disponer de lecturas de los otolitos de los peces analizados. La fórmula aplicada para transformar las tallas en edades fue:

$$t = \text{int} \left(-1.715 - \left(\frac{1}{0.075} \right) * \ln \left(1 - \frac{(L + 0.5)}{120.5} \right) \right),$$

donde t es la edad asignada al predador y L es su talla, y se toma sólo la parte entera del resultado, como se indica en la fórmula. Para evitar en lo posible tener muestras no representativas por trimestres y edades, se adoptó un grupo 6+, ya que, aunque en el grupo de evaluación del ICES sobre merluza, gallos y rapes se utiliza para el *stock* sur de merluza una edad 8+ (ICES, 2003), utilizar esta misma opción en el presente trabajo habría supuesto tener combinaciones de edad/trimestre con menos de 30 estómagos en total. Mientras que con el grupo plus adoptado en ninguna combinación la muestra es menor de 100 estómagos (Tabla 62).

Esta información se utiliza tanto para estudiar el consumo, como la composición de la dieta por edades, siempre partiendo de la asunción de la asignación de la edad dada por Piñeiro & Sainza (2003).

Tabla 62. Distribución por edad y trimestre de los estómagos utilizados en la estimación del consumo. (RT: rango de tallas abarcado por cada edad (cm). Vac.: vacíos; Llen: llenos; Reg: Regurgitados y Tot: Total).

Edad	RT	1º Trimestre				2º Trimestre				3º Trimestre				4º Trimestre				Total
		Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	
0	(9-21)	220	247	181	648	508	293	281	1082	369	342	145	856	580	400	134	1114	3700
1	(22-28)	95	73	52	220	204	74	76	354	179	202	56	437	147	175	38	360	1371
2	(29-35)	122	118	49	289	68	79	25	172	187	158	69	414	255	276	54	585	1460
3	(36-41)	180	134	59	373	105	142	56	303	181	126	48	355	325	313	68	706	1737
4	(42-47)	255	160	74	489	199	213	102	514	199	102	59	360	320	279	62	661	2024
5	(48-52)	175	72	42	289	153	158	81	392	88	43	41	172	71	69	36	176	1029
6+	(53-90)	150	67	57	274	237	180	91	508	89	35	43	167	94	94	37	225	1174
Total		1197	871	514	2582	1474	1139	712	3325	1292	1008	461	2761	1792	1606	429	3827	12495

Para poder comparar las estimaciones de consumo con las de otros estudios, éstas se calcularon también en porcentaje del peso del cuerpo, para lo que se utilizaron las relaciones trimestrales talla-peso obtenidas en el proyecto BIOSDEF (EU Study Contract DG: XIV 95/O38). (1er trimestre: $W = 0.0052 \times L^{3.06}$; 2º trimestre: $W = 0.0042 \times L^{3.13}$; 3er trimestre: $W = 0.0048 \times L^{3.0}$; 4º trimestre: $W = 0.0045 \times L^{3.11}$; donde L es la talla en centímetros y W el peso húmedo en gramos). El procedimiento utilizado en el cálculo del consumo en porcentaje del peso del cuerpo fue dividir las estimaciones de consumo por edad y trimestre por el peso medio en la muestra de cada clase de edad y trimestre, proviniendo los pesos individuales de las relaciones talla-peso antes citadas.

7.1.3 Temperaturas

Por otra parte, para la aplicación del modelo de evacuación gástrica se necesitan datos de temperatura del agua y densidad energética de las presas. La distribución geográfica y batimétrica por clase de edad y trimestre de la merluza en la zona de trabajo no se conoce lo suficientemente bien como para calcular un régimen de temperaturas representativo. Por ello se utilizó una aproximación diferente consistente en calcular temperaturas medias por trimestre y estrato de profundidad a partir de información bibliográfica y asignar estas temperaturas medias a cada individuo según la estación y la profundidad en que habían sido muestreados.

Los datos de temperatura provienen de tres radiales de muestreo realizados en distintos proyectos oceanográficos (Aron., 1998 y Lavín *et al.*, 1998) en 1994 y 1995, ya que los datos utilizados provienen de los muestreos en barcos comerciales en 1993, 1994 y 1997. Los tres radiales, dos en el Cantábrico frente a Santander y Gijón y otro en Galicia frente a La Coruña, se realizaban mensualmente y cubrieron un rango de 25 a 855 m. Se escogió un rango de profundidades de 25 a

800 m de acuerdo con los datos de contenidos estomacales disponibles, y se utilizaron las temperaturas de fondo dado que la merluza habita principalmente cerca del fondo. Para calcular las temperaturas medias trimestrales se utilizaron los estratos de profundidad dados por Sánchez (1993) y utilizados en el presente trabajo para el estudio de la variación batimétrica (Capítulo 5), pero dividiendo el estrato más somero en menos de 35 m y de 36 a 90 m por la mayor variación de la temperatura del agua en los metros más superficiales. Asimismo, se juntaron los estratos de 91 a 250 m por un lado y los de más de 250 m por otro, dado que no presentaban grandes variaciones entre sí y se prefirió aumentar el número de datos al calcular las medias que tener datos muy dispersos basados en sólo uno o dos datos. Por la misma razón se obvió la variación geográfica, sólo relevante en los estratos más someros, donde la merluza es muy escasa. Las temperaturas medias por trimestre y estrato de profundidad utilizadas en el modelo de evacuación gástrica se resumen en la Tabla 63.

Tabla 63.- Temperaturas (°C) medias por estrato de profundidad y trimestre utilizadas en la estimación del consumo alimenticio (n: Número de datos que entran en el cálculo de la media)*

Estrato prof.	<35 m		36-90 m		91-250 m		251-800 m	
	Temp. media	n	Temp. media	n	Temp. Media	n	Temp. media	N
1 ^{er} Trimestre	13.0 (±0.25)	3	12.3 (±0.22)	3	12.6 (±0.41)	8	10.6 (±0.28)	6
2 ^o Trimestre	12.9 (±1.45)	3	12.9 (±0.79)	4	12.1 (±0.20)	9	10.6 (±0.19)	8
3 ^{er} Trimestre	18.8 (±3.25)	2	14.8 (±1.58)	6	12.0 (±0.15)	10	10.6 (±0.23)	8
4 ^o Trimestre	14.5 (±1.64)	2	15.0 (±0.80)	6	12.9 (±0.65)	10	10.7 (±0.30)	7

(*) Datos originales tomados de Lavín *et al.* (1998) y Anon. (1998).

7.1.4 Densidad energética de las presas

Otra información necesaria para la estimación del consumo mediante el modelo de evacuación gástrica utilizado, es la densidad energética de las presas. Esta información se obtuvo a través de muestreos de las principales presas de la merluza en las divisiones VIIIc y IXa del ICES. Las muestras fueron congeladas a bordo. En el laboratorio los peces fueron medidos y pesados individualmente antes de homogeneizarlos y medir su densidad energética mediante una bomba calorimétrica. Las muestras incluyeron *M. poutassou*, *E. encrasicolus*, *M. merluccius*, *S. pilchardus*, *S. scombrus*, *T. trachurus* y *G. argenteus*. La densidad energética fue obtenida por clases de talla (sólo para los peces presa) en IPIMAR (Instituto Português de Investigaçao das Pescas e do Mar) por Luíze Hill dentro del proyecto CORMA (FAIR-95/O6O4).

Tabla 64.- Densidades energéticas de las principales presas de la merluza europea en las divisiones ICES VIIIc y IXa. Datos proporcionados por L. Hill de IPIMAR y obtenidos dentro del proyecto CORMA.

Taxón presa	Rango de tallas (cm)	1er Trimestre	2º Trimestre	3er Trimestre	4º Trimestre
(kJ / g peso húmedo)					
<i>Engraulis encrasicolus</i>	8-10	5.8	5.8	5.8	5.8
<i>Engraulis encrasicolus</i>	10-12	6.0	6.0	6.0	6.0
<i>Engraulis encrasicolus</i>	12-15	7.1	7.1	7.1	7.1
<i>Engraulis encrasicolus</i>	15-20	8.1	8.1	8.1	8.1
<i>Gadiculus argenteus</i>	6-8	4.8	4.8	4.8	4.8
<i>Gadiculus argenteus</i>	8-10	5.1	5.1	5.1	5.1
<i>Merluccius merluccius</i>	8-10	4.1	4.1	4.1	4.1
<i>Merluccius merluccius</i>	10-12	4.0	4.0	4.0	4.0
<i>Merluccius merluccius</i>	12-15	4.2	4.1	4.2	4.2
<i>Merluccius merluccius</i>	15-20	4.0	4.0	4.0	4.1
<i>Merluccius merluccius</i>	20-25	3.9	3.9	3.9	3.9
<i>Merluccius merluccius</i>	25-28	4.2	4.2	4.2	4.2
<i>Merluccius merluccius</i>	28-30	4.1	4.1	4.1	4.1
<i>Micromesistius poutassou</i>	8-12	4.2	4.2	4.2	4.2
<i>Micromesistius poutassou</i>	12-15	4.2	4.2*	4.2	4.2*
<i>Micromesistius poutassou</i>	15-20	5.1	4.3	4.8	5.0*
<i>Micromesistius poutassou</i>	20-25	5.6	5.6*	5.5	5.3*
<i>Micromesistius poutassou</i>	25-35	6.3	7.6	6.3	5.0*
<i>Sardina pilchardus</i>	8-10	6.6	6.6	6.6	6.6
<i>Sardina pilchardus</i>	10-12	6.8	6.8	6.8	6.8
<i>Sardina pilchardus</i>	12-15	5.7	5.7	5.7	5.7
<i>Sardina pilchardus</i>	15-20	8.2	9.2	8.5	12.7
<i>Sardina pilchardus</i>	20-25	7.0	8.6	8.3	10.7
<i>Scomber scombrus</i>	20-25	4.4*	4.4	4.4	4.4
<i>Trachurus trachurus</i>	4-6				15.5
<i>Trachurus trachurus</i>	6-8	6.0	6.5	6.5	7.0
<i>Trachurus trachurus</i>	8-10	6.2	6.0	6.0	5.8
<i>Trachurus trachurus</i>	10-12	6.4	6.4	6.4	6.4
<i>Trachurus trachurus</i>	12-15	6.5	6.6	6.6	6.7
<i>Trachurus trachurus</i>	15-20	5.8	6.9	6.9	8.0
<i>Trachurus trachurus</i>	20-25	4.2	6.1	6.1	8.0
Crustáceos pequeños		4.0	4.0	4.0	4.0
Crustáceos grandes		5.4	5.4	5.4	5.4
Cefalópodos		3.5	3.5	3.5	3.5
Poliquetos		4.5	4.5	4.5	4.5

Fuente de los datos:	Celdas en blanco	Muestras recogidas en la división ICES IXa
	Celdas en blanco con *	Muestras recogidas en la división ICES VIIIc
	Celdas sombreadas	Datos extrapolados
	Pequeños crustáceos	Valores del Mar del Norte
	Cefalópodos y poliquetos	Valores del Mar del Norte

Los contenidos estomacales se clasificaron en las presas principales citadas anteriormente, otros peces, crustáceos, cefalópodos y poliquetos, utilizando las densidades energéticas resumidas en la Tabla 64. Los diferentes taxones-presa en la categoría otros peces fueron atribuidos a grasos, medios o poco grasos de acuerdo con sus características. La densidad energética de los taxones presa considerados grasos se obtuvo a partir de la media para la sardina, la anchoa y la caballa. Para los grupos medio y poco graso se utilizó las densidades energéticas del jurel y la merluza

respectivamente. Cuando por el estado de digestión de la presa no se conocía su talla se utilizó la media de todos los rangos de talla para el correspondiente trimestre.

Los crustáceos se clasificaron según su tamaño y la dureza del exoesqueleto en grandes o pequeños, utilizándose valores de densidad energética provenientes de las gambas *P. heterocarpus* y *Parapenaeus longirostris* (Lucas, 1846) para los crustáceos grandes y de eufausiáceos del mar del norte para los crustáceos pequeños.

En el caso de los estómagos con más de una presa la densidad energética total del contenido estomacal (E) se calculó como:

$$E = \sum_n E_i p_i \text{ (kJ/g peso húmedo)}$$

Donde E_i es la densidad de la presa i , n el número de presas en el estómago y p_i la proporción del peso de la presa i con respecto al peso total del estómago. Las densidades energéticas de las presas se utilizaron también para convertir las raciones trimestrales por clase de edad en unidades de energía (kJ) utilizando una media ponderada de la densidad energética de las distintas presas en el correspondiente trimestre y edad.

En el caso de los crustáceos de caparazón grueso, dentro de los cuales se han englobado todos los crustáceos decápodos a excepción de los crustáceos indeterminados y los menores de 20 mm, se aplicó un factor de corrección para considerar el ralentizamiento de la digestión que supone esta barrera para la acción mecánica y enzimática de los procesos digestivos según varios autores (p. ej. Jones, 1974; Andersen, 1999 o Andersen, 2001). Según este último autor la digestión se ve ralentizada en aproximadamente el doble de tiempo respecto a presas de igual densidad energética, por lo que la densidad energética de estas presas se corrigió según la fórmula:

$$E = E \times 2^{1/0.86},$$

factor que, al introducirlo en el modelo de estimación de la evacuación gástrica, hace que la predicción de ésta sea la mitad de lo que se obtendría sin este factor. En cualquier caso, y como se ha visto previamente, los crustáceos decápodos no son parte destacable de la dieta de la merluza excepto en épocas y tallas concretas, con lo cual el sesgo producido por esta corrección no debería afectar considerablemente a las estimaciones finales de consumo.

7.1.5 Consumo por taxones presa

Para distribuir el consumo trimestral de la merluza entre sus distintos taxones presa se utilizó la composición de la dieta de cada grupo de edad y trimestre. El consumo total por edad y trimestre obtenido a partir del modelo de evacuación gástrica se repartió según los porcentajes en volumen de cada taxón presa en dicho grupo de edad y trimestre.

En cuanto al consumo de peces presa según su rango de talla, se obtuvo la distribución de tallas en los estómagos por trimestre, a continuación esta distribución se convirtió a proporción en peso multiplicando cada frecuencia de talla por su peso estimado a partir de relaciones talla-peso (*M. poutassou* $W = 0.0032 \times L^{3.1933}$ Com. Pers. M. Meixide, Instituto Español de Oceanografía, Vigo, *T. trachurus* $W = 0.013 \times L^{2.855}$ Fariña (1983), *M. merluccius* $0.005 \times L^{3.060}$ BIOSDEF (EU Study Contract DG: XIV 95/038)) y dividiendo por el peso total de la distribución de tallas. La proporción en peso por talla se multiplicó por el consumo de dicha presa en el correspondiente trimestre y por último se dividió el consumo de cada talla en peso por el peso de dicha talla y se agruparon en rangos de 5 cm.

7.1.6 Ciclo diario de alimentación

Para el estudio del ciclo diario de alimentación de la merluza se optó por un doble enfoque, por un lado estudiar el porcentaje de presas en estado de digestión 1, que tanto Bowman & Bowman (1980) como Macpherson (1985) demostraron que era un buen indicador del momento del día en el que el pez se alimenta; y por otro lado la variación del porcentaje de vacuidad.

Dado que para este tipo de análisis resulta más adecuado realizar los análisis lo más cerca posible del momento de la captura del espécimen, sólo se han utilizado los contenidos estomacales analizados durante las campañas científicas, en los que los lances fueron siempre de media hora de duración. Al realizarse las pescas siempre durante el día, sólo se pudo analizar la variación durante este tramo del día (de las 6 a las 18 h GMT), no pudiendo extraerse conclusiones sobre la noche. Esta metodología se aplica en las campañas por las migraciones diarias de la merluza, así como de otras especies, muchas de las cuales tienden a subir en la columna de agua durante la noche (Andronov, 1987; Bowman & Bowman, 1980; Pillar & Barange, 1997), con lo que las capturas descienden y producirían un sesgo en la estimación de la abundancia, el principal objetivo de estas campañas científicas. Asimismo, en el caso del análisis de la variación del porcentaje de vacuidad sólo se han utilizado los estómagos procedentes de las campañas en las que se analizó el estado de la vesícula

biliario para decidir sobre el estado de vacuidad de los predadores. Por estas limitaciones sólo se utilizan datos recogidos en otoño (septiembre/octubre) y los resultados no son extrapolables al resto del año en el que se ha visto que existen diferencias tanto cuantitativas como cualitativas en la dieta (ver Capítulo 4).

La significación de las diferencias se analizó mediante pruebas de χ^2 . Los datos se agruparon en los rangos de talla resultantes del análisis de la variación de la dieta con la talla (Capítulo 3), asumiendo que una dieta similar implica un comportamiento similar.

7.2 Resultados

7.2.1 Consumo diario por edad

En la Figura 74 y la Tabla 65 se observa como el consumo diario de una merluza en la zona de estudio se incrementa con la edad, variando entre los 0.5 g/24h para la edad cero en el segundo y cuarto trimestre, hasta los 18.4 g/24h diarios que consume una merluza de la clase de edad 6+ en el cuarto trimestre.

Tabla 65. Consumo diario individual (g) por edad y trimestre. I.C.: intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap.

Trimestre		Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3	Edad 4	Edad 5	Edad 6+
1º	Consumo	0.95	2.24	4.92	7.23	9.63	10.70	16.98
	I.C.	0.84-1.08	1.72-2.80	4.05-5.86	5.99-8.35	8.27-11.08	8.24-13.13	12.80-20.96
2º	Consumo	0.53	1.54	5.64	10.30	11.65	14.90	17.61
	I.C.	0.46-0.60	1.14-1.98	4.41-6.87	8.81-11.97	10.17-13.12	12.88-17.07	14.92-20.57
3º	Consumo	0.87	3.56	6.36	6.76	9.16	11.68	17.64
	I.C.	0.75-0.99	3.12-3.99	5.46-7.27	5.62-8.01	7.50-10.84	8.33-15.65	11.62-24.85
4º	Consumo	0.52	3.50	4.97	6.96	8.69	14.07	18.41
	I.C.	0.44-0.60	3.01-3.99	4.42-5.54	6.20-7.63	7.73-9.77	11.08-17.72	15.07-21.77

La variación trimestral del consumo es muy similar a la encontrada en el volumen estomacal medio por trimestres, con un mayor consumo diario en el segundo trimestre en las clases de edad 3, 4 y 5, aunque en ésta última edad es muy próximo al del cuarto trimestre. Los intervalos de confianza (Figura 74 y Tabla 65) indican que las diferencias no son significativas en la mayoría de los casos, con excepción de la edad 0 donde el primer y el tercer trimestre tienen consumos mayores que los otros dos, sin que haya solapamiento en los intervalos de confianza, y la edad 1 donde son el tercer y el cuarto trimestre los que presentan un mayor consumo que los otros dos, igualmente sin solapamiento en los intervalos de confianza.

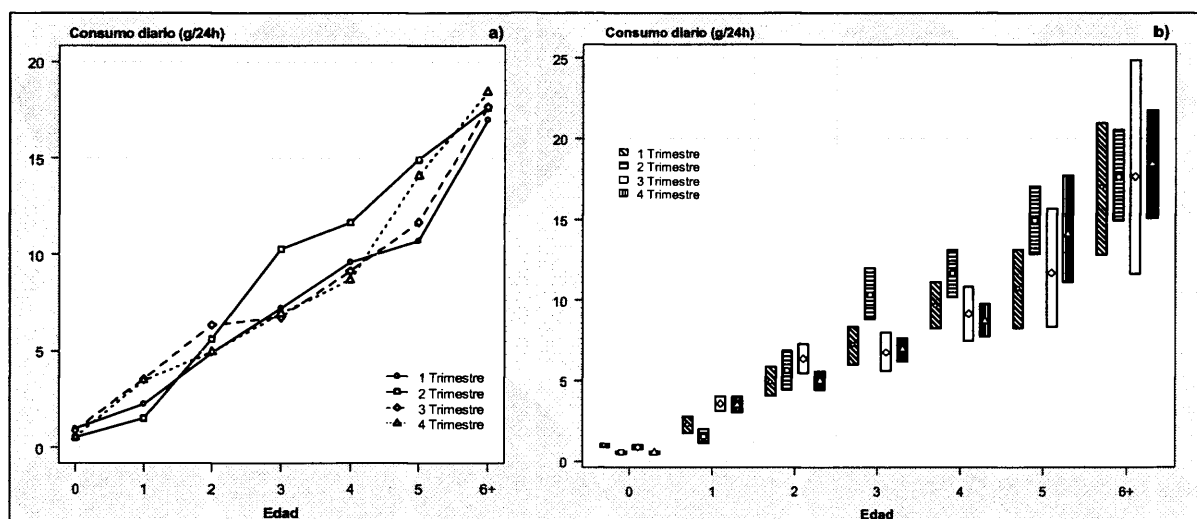


Figura 74. a) Consumo diario de la merluza por edad y trimestre. b) Intervalos de confianza bootstrap al 95%

Además, en el caso del mencionado aumento del consumo en el segundo trimestre para las edades mayores, las diferencias sólo son significativas con los demás trimestres en la edad 3, mientras que en la clase de edad 4 sólo lo son entre el segundo y el cuarto trimestre. En la edad 5 el aumento de los intervalos de confianza debido al reducido tamaño de muestra hace que los intervalos de confianza se solapen en todos los casos, y en la edad 6+ las diferencias son en cualquier caso mucho menos marcadas que en las merluzas más jóvenes.

Tabla 66. Consumo diario en porcentaje del peso del cuerpo por edad y trimestre. (I.C.: intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap)

Trimestre		Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3	Edad 4	Edad 5	Edad 6+
1º	Consumo	3.45	2.22	2.19	1.86	1.64	1.29	1.29
	I.C.	3.03-3.91	1.70-2.77	1.80-2.61	1.54-2.15	1.41-1.89	0.99-1.58	0.97-1.59
2º	Consumo	1.80	1.64	2.44	2.59	1.84	1.69	1.24
	I.C.	1.57-2.04	1.21-2.11	1.90-2.97	2.21-3.01	1.61-2.07	1.46-1.94	1.05-1.45
3º	Consumo	3.41	3.23	2.81	1.60	1.45	1.26	1.29
	I.C.	2.95-3.88	2.83-3.61	2.41-3.21	1.33-1.90	1.19-1.72	0.90-1.69	0.85-1.82
4º	Consumo	2.30	3.22	2.12	1.64	1.41	1.59	1.24
	I.C.	1.96-2.66	2.78-3.68	1.89-2.37	1.46-1.79	1.26-1.59	1.25-2.00	1.02-1.47

En cuanto al consumo diario en porcentaje del peso del cuerpo (Tabla 66), el patrón estacional o trimestral es muy similar al anterior, sin embargo sí hay importantes variaciones en la variación por edad dentro de cada trimestre, así en el tercer y el cuarto trimestre el máximo consumo en porcentaje del peso del cuerpo se produce en la edad 1, mientras que en el primer trimestre hay un continuo descenso del consumo con la edad, y por último en el segundo trimestre el máximo se da entre la edad 3 y la 2, siendo algo mayor en el primer caso. Estos resultados también coinciden en gran medida con los resultados del V%BW por trimestre presentados en la Sección 4.2.2, algo lógico teniendo en cuenta que aquellos se refieren al volumen medio estomacal en porcentaje del

peso del cuerpo, y el contenido estomacal es una de las variables que más contribuyen a la estimación del consumo.

7.2.2 Composición de la dieta por edades

La composición de la dieta por edades (Tabla 67 a Tabla 70) presenta, como es lógico, unos resultados muy similares a la de la variación trimestral de la dieta por rangos de talla. Aparecen porcentajes destacables de crustáceos únicamente en la edad 0, especialmente en los dos primeros trimestres, puesto que en los otros dos el porcentaje de crustáceos no pasa del 20% y es especialmente pequeño en el tercer trimestre. Otro tanto, pero con porcentajes mucho menores ocurre con los moluscos, prácticamente inapreciables en edades mayores que el grupo 0.

Tabla 67. Composición de la dieta en porcentaje en volumen por edad en el primer trimestre. Sólo se incluyen las presas con más de un 5% en al menos una edad y los grupos principales.

PRESA	TRIMESTRE 1						
	Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3	Edad 4	Edad 5	Edad 6+
Crustacea	45.33	5.19	1.59	0.30	0.38	1.28	0.39
Decapoda	30.77	4.58	1.51	0.16	0.38	1.28	0.39
Natantia	30.58	4.58	1.51	0.16	0.35	0.95	0.39
<i>C. crassicornis</i>	8.29	0.00	0.18	0.00	0.00	0.08	0.09
<i>Processa</i> spp.	6.11	0.74	0.00	0.00	0.00	0.06	0.00
<i>S. membranacea</i>	7.38	3.36	0.18	0.00	0.00	0.21	0.00
Natantia indeterminados	5.35	0.00	0.53	0.08	0.05	0.00	0.00
Euphausiacea	14.06	0.55	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00
Mollusca: Cephalopoda	7.42	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00
Decabrachia	7.23	0.00	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00
Otros	0.00	0.00	0.00	0.37	0.31	0.00	0.01
Peces	47.25	94.81	98.41	99.34	99.27	98.72	99.60
Anacanthini	17.55	25.02	65.53	85.35	86.52	87.99	80.93
Gadidae	14.44	21.98	63.16	85.35	86.52	87.99	80.81
<i>G. macrocephalus</i>	6.78	0.00	0.30	0.00	0.12	0.00	0.00
<i>G. argenteus</i>	7.66	1.57	2.75	1.03	0.55	1.34	0.00
<i>M. poutassou</i>	0.00	19.94	57.81	84.32	85.85	83.63	80.81
Merluccidae: <i>M. merluccius</i>	3.11	3.04	2.36	0.00	0.00	0.00	0.11
Percoidae	11.11	53.93	19.02	1.62	0.97	0.25	7.99
Carangidae: <i>T. trachurus</i>	10.92	53.93	19.02	1.62	0.97	0.25	7.99
Pisces indeterminados	7.84	12.62	13.00	7.79	7.03	6.18	9.41

A partir de la edad 1 los peces son la presa principal con un porcentaje mayor del 90% en todos los trimestres y grupos de talla, salvo la edad 1 del segundo trimestre donde sólo son el 82%. En esta edad es donde se encuentra una mayor variabilidad trimestral de peces presa, con el jurel destacando en el primer trimestre, la anchoa en el cuarto, y en el segundo varias especies que tienen una importancia similar y destacable, como son la anchoa, sardina, jurel y cépola. En el tercer trimestre es en el que hay una menor variedad de presas y destaca por encima de todos los demás peces presa la bacaladilla, con un porcentaje destacable ya en la edad 0 y que es más del 75% en las demás edades.

A partir de la edad 2 los Anacanthini son la presa más destacable, con un mínimo del 66% del volumen en el primer trimestre, entre ellos sobresale ya la bacaladilla que constituye en casi todos los trimestres más de un 80% de la dieta de las edades mayores hasta la 6+. En algunas ocasiones aparecen otras presas que producen cierta variación trimestral, como el jurel y la sardina en el segundo y cuarto trimestres o la propia merluza presa en el tercer trimestre.

Tabla 68. Composición de la dieta en porcentaje en volumen por edad en el segundo trimestre. Sólo se incluyen las presas con más de un 5% en al menos una edad y grupos principales.

PRESA	TRIMESTRE 2						
	Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3	Edad 4	Edad 5	Edad 6+
Crustacea	40.65	12.20	1.90	0.61	1.09	0.32	0.28
Decapoda	29.46	11.94	1.85	0.57	0.92	0.25	0.28
Natantia	29.05	11.51	1.46	0.29	0.89	0.24	0.28
<i>C. crassicornis</i>	10.99	3.79	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00
<i>Processa</i> spp.	5.68	1.81	0.12	0.00	0.04	0.00	0.17
Euphausiacea	8.18	0.27	0.04	0.01	0.01	0.00	0.00
Mollusca	7.38	5.71	0.00	0.00	0.10	0.00	0.04
Cephalopoda	7.28	5.71	0.00	0.00	0.02	0.00	0.04
Decabrachia	6.72	5.71	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Alloteuthis</i> spp.	5.52	0.67	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Sepiidae indeterminados	0.06	5.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Otros	0.01	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.02
Peces	51.97	82.08	98.00	99.39	98.80	99.68	99.67
Anacanthini	21.29	38.09	67.33	77.22	83.83	90.96	57.76
Gadidae	15.84	37.19	67.19	75.69	83.63	89.24	57.39
<i>G. argenteus</i>	5.79	3.14	0.00	0.26	0.68	0.34	0.88
<i>M. poutassou</i>	7.19	30.70	64.16	73.66	81.24	88.68	55.98
Merlucciidae: <i>M. merluccius</i>	5.44	0.90	0.14	1.53	0.20	1.72	0.37
Isospondyli	10.79	17.20	1.10	2.83	2.26	0.54	4.08
Clupeidae	4.73	8.01	0.41	2.59	0.44	0.00	3.26
<i>S. pilchardus</i>	4.73	8.01	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00
Engraulidae: <i>E. encrasicolus</i>	6.06	9.19	0.69	0.00	1.19	0.00	0.69
Ophidioidi	6.62	0.35	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00
Carapidae: <i>E. dentatus</i>	6.62	0.35	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00
Percoidi	0.00	10.08	17.34	12.13	5.39	2.17	17.24
Carangidae: <i>T. trachurus</i>	0.00	5.60	10.25	7.28	0.38	0.72	12.20
Cepolidae: <i>C. macrophthalmia</i>	0.00	4.48	7.09	4.86	5.01	1.45	0.71
Scombroidei	0.00	0.00	0.00	0.00	0.35	0.00	9.98
Scombridae: <i>S. scombrus</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.35	0.00	9.98
Pisces indeterminados	8.45	13.45	10.50	6.97	6.07	5.79	8.60

Tabla 69. Composición de la dieta en porcentaje en volumen por edad en el tercer trimestre. Sólo se incluyen las presas con más de un 5% en al menos una edad y grupos principales.

PRESA	TRIMESTRE 3						
	Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3	Edad 4	Edad 5	Edad 6+
Crustacea	8.60	2.92	0.57	0.06	0.19	0.87	0.74
Decapoda	6.17	2.71	0.48	0.06	0.19	0.87	0.74
Natantia	5.99	2.62	0.46	0.06	0.06	0.87	0.74
Mollusca	1.81	0.00	0.09	0.72	0.08	0.00	3.87
Otros	0.03	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00
Peces	89.56	97.08	99.34	99.22	99.69	99.13	95.39
Anacanthini	77.69	83.46	80.22	90.69	95.74	94.64	86.87
Gadidae	67.87	80.02	77.41	85.61	87.39	91.60	80.76
<i>G. argenteus</i>	16.65	2.89	0.98	0.25	0.00	2.18	1.21
<i>M. poutassou</i>	46.91	76.38	75.31	85.36	87.39	89.42	78.82
Merlucciidae: <i>M. merluccius</i>	9.82	3.44	2.81	5.08	8.35	3.04	6.11
Percoidi	0.55	0.78	1.68	3.31	0.00	2.58	0.00
Scombroidei	0.00	4.44	10.52	0.79	0.61	0.00	6.10
Scombridae: <i>S. scombrus</i>	0.00	4.44	10.52	0.79	0.61	0.00	6.10
Pisces indeterminados	9.74	7.48	5.70	3.83	3.20	1.90	2.42

Por último la edad 6+ presenta, a parte de la bacaladilla, otras presas importantes, el jurel en el primer trimestre, el jurel y la caballa en el segundo, la merluza y la caballa en el tercero y la sardina y una vez más el jurel en el cuarto. En cualquier caso es preciso tener en cuenta que en esta edad el número de estómagos analizados es menor que en las demás, particularmente en el tercer trimestre en el que sólo se cuenta con 35 estómagos llenos para definir la composición de la dieta.

Tabla 70. Composición de la dieta en porcentaje en volumen por edad en el cuarto trimestre. Sólo se incluyen las presas con más de un 5% en al menos una edad y grupos principales.

PRESA	TRIMESTRE 4						
	Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3	Edad 4	Edad 5	Edad 6+
Crustacea	17.43	1.01	0.30	0.23	0.28	0.75	0.78
Decapoda	14.08	1.00	0.22	0.23	0.25	0.75	0.78
Natantia	12.62	1.00	0.20	0.18	0.18	0.18	0.78
Mollusca: Cephalopoda	3.14	0.08	0.00	0.09	0.03	0.00	0.51
Otros	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01	0.00	0.00
Peces	79.42	98.92	99.70	99.66	99.68	99.25	98.70
Anacanthini	49.45	72.66	74.55	84.29	85.42	79.61	80.06
Gadidae	41.89	66.67	66.48	81.42	85.15	79.61	80.06
<i>M. poutassou</i>	36.79	65.80	63.45	81.09	84.71	78.31	78.09
Merlucciidae: <i>M. merluccius</i>	7.56	5.99	8.07	2.86	0.23	0.00	0.00
Isospondyli	11.94	16.10	5.09	5.66	5.81	8.96	4.05
Clupeidae	0.00	0.00	1.50	5.18	5.52	8.96	4.05
<i>S. pilchardus</i>	0.00	0.00	1.50	3.58	5.09	8.96	4.05
Engraulidae: <i>E. encrasicolus</i>	9.63	14.83	2.87	0.29	0.29	0.00	0.00
Percoidae	1.14	1.37	14.08	4.19	3.83	7.64	4.05
Carangidae: <i>T. trachurus</i>	1.14	1.37	12.18	4.17	3.26	7.62	4.05
Pisces indeterminados	13.98	8.26	5.01	4.48	3.27	2.29	10.54

El canibalismo destaca sobre todo en el tercer y el cuarto trimestres, aunque tiene una cierta importancia en la edad 0 en todos los trimestres. A partir de esta edad es muy bajo en los dos primeros trimestres, mientras que en el tercero mantiene cierta importancia hasta la edad 4 y en el último es más del 5% de la dieta en las edades 3, 4 y 6+.

7.2.3 Consumo por presas

La Tabla 71 presenta el consumo trimestral por presas y edad de una merluza en el Cantábrico y Galicia. El consumo de una merluza a lo largo de toda su vida asciende a 20.8 kg, variando por trimestres entre los 5700 g en el segundo trimestre y los 4800 g en el primero. De estos la presa principal es la bacaladilla de la que una merluza consume entre 3700 g en el primer trimestre y 4000 g en el segundo, con un total anual de 15.9 kg. En cuanto al jurel, el consumo anual asciende a casi 1 kg, mientras que el de la propia merluza es de 418 g concentrados principalmente en el tercer trimestre, en el que consume más de la mitad (267 g).

Tabla 71. Consumo total de una merluza por edad y trimestre. Principales presas y consumo total en peso húmedo, densidad energética media en kJ/g peso húmedo y consumo total en energía en kJ.

TRIMESTRE 1								
PRESA	Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3	Edad 4	Edad 5	Edad 6+	Total
<i>C. crassicornis</i>	7.2	0.0	0.8	0.0	0.0	0.8	1.3	10.1
<i>Processa</i> spp	5.3	1.5	0.0	0.0	0.0	0.6	0.0	7.4
<i>S. membranacea</i>	6.4	6.9	0.8	0.0	0.0	2.0	0.0	16.1
Otros Natantia	7.7	1.0	5.2	1.0	3.0	5.9	4.7	28.5
Euphausiacea y Misydacea	12.6	1.1	0.4	0.9	0.0	0.0	0.0	15.0
Otros crustáceos	0.2	0.1	0.0	0.0	0.3	3.2	0.0	3.8
Cephalopoda	6.5	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	6.8
<i>G. macrophthalmus</i>	5.9	0.0	1.3	0.0	1.0	0.0	0.0	8.2
<i>G. argenteus</i>	6.7	3.2	12.3	6.8	4.8	13.0	0.0	46.8
<i>M. poutassou</i>	0.0	40.8	259.4	558.5	757.3	816.2	1252.4	3684.6
<i>M. merluccius</i>	2.7	6.2	10.6	0.0	0.0	0.0	1.8	21.3
<i>T. trachurus</i>	9.5	110.4	85.4	10.7	8.5	2.4	123.8	350.6
Otros peces	16.3	33.4	72.5	81.6	103.6	131.8	165.5	604.8
Consumo trimestral total (g)	87.0	204.6	448.7	659.5	878.9	975.9	1549.5	4804.1
Densidad energética media, kJ/g	5.2	6.3	5.6	5.2	5.1	5.2	5.3	
Consumo total en energía (kJ)	453	1297	2498	3401	4520	5037	8218	25424

TRIMESTRE 2								
PRESA	Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3	Edad 4	Edad 5	Edad 6+	Total
<i>C. crassicornis</i>	5.3	5.3	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	11.0
<i>Processa</i> spp.	2.8	2.5	0.6	0.0	0.4	0.0	2.7	9.0
Natantia	6.0	8.3	6.9	2.7	8.7	3.3	1.8	37.7
Euphausiacea y Misydacea	5.1	0.4	0.2	0.3	1.9	1.0	0.0	8.9
Otros crustáceos	0.5	0.6	2.0	2.7	0.3	0.1	0.0	6.2
Cephalopoda	3.5	8.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.6	12.3
Gastropoda	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	1.0
Polychaeta	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6
<i>C. macrophthalma</i>	0.0	6.3	36.5	45.7	53.2	19.7	11.5	172.8
<i>E. dentatus</i>	3.2	0.5	0.0	1.7	0.0	0.0	0.0	5.4
<i>G. argenteus</i>	2.8	4.4	0.0	2.4	7.2	4.7	14.1	35.7
<i>M. poutassou</i>	3.5	43.1	330.3	692.6	865.5	1205.7	900.0	4038.7
<i>M. merluccius</i>	2.6	1.3	0.7	14.4	2.2	23.3	6.0	50.5
<i>S. pilchardus</i>	2.3	11.2	2.1	0.0	0.0	0.0	0.0	15.7
<i>E. encrasicolus</i>	2.9	12.9	3.5	0.0	12.6	0.0	11.1	43.1
<i>T. trachurus</i>	0.0	7.9	52.8	68.4	4.0	9.8	196.1	339.0
<i>S. scombrus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	3.7	0.0	160.4	164.1
Otros peces	7.9	27.7	78.5	109.4	103.7	92.1	303.0	722.2
Consumo trimestral total (g)	48.7	140.3	514.7	940.3	1063.0	1359.6	1607.2	5673.7
Densidad energética media, kJ/g	5.3	5.8	5.6	5.5	5.3	5.3	5.6	
Consumo total en energía (kJ)	257	808	2881	5130	5620	7150	9077	30923

TRIMESTRE 3								
PRESA	Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3	Edad 4	Edad 5	Edad 6+	Total
Natantia	4.8	8.5	2.7	0.4	0.5	9.3	11.9	38.1
Euphausiacea y Misydacea	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7
Otros crustáceos	0.4	1.0	0.6	0.0	1.2	0.0	0.0	3.2
Cefalópodos	1.4	0.0	0.5	4.4	0.7	0.0	62.3	69.3
<i>G. argenteus</i>	13.2	9.4	5.7	1.6	0.0	23.2	19.5	72.6
<i>M. poutassou</i>	37.3	248.3	437.4	526.2	730.1	953.3	1268.7	4201.3
<i>M. merluccius</i>	7.8	11.2	16.3	31.3	69.8	32.4	98.4	267.2
<i>T. trachurus</i>	0.1	0.0	0.0	20.4	0.0	0.0	0.0	20.5
<i>S. scombrus</i>	0.0	14.4	61.1	4.9	5.1	0.0	98.2	183.7
Otros peces	12.7	32.3	56.4	27.3	27.9	47.9	50.6	255.1
Consumo trimestral total (g)	79.5	325.1	580.8	616.5	835.5	1066.1	1609.6	5113.1
Densidad energética media, kJ/g	5.1	5.1	5.0	5.1	5.0	5.0	4.9	
Consumo total en energía (kJ)	85	330	586	622	841	1071	1615	5150

Tabla 71. (Continúa). Consumo total de una merluza por edad y trimestre. Principales presas y consumo total en peso húmedo, densidad energética media en kJ/g peso húmedo y consumo total en energía en kJ.

PRESA	TRIMESTRE 4							Total
	Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3	Edad 4	Edad 5	Edad 6+	
Natantia	6.0	3.2	0.9	1.1	1.4	2.3	13.2	28.1
Euphausiacea y Mysidacea	1.3	0.0	0.3	0.0	0.3	0.0	0.0	1.9
Otros crustáceos	1.0	0.0	0.1	0.3	0.6	7.3	0.0	9.3
Cephalopoda	1.5	0.2	0.0	0.5	0.2	0.0	8.6	11.1
<i>G. argenteus</i>	2.2	0.0	5.4	1.2	3.5	11.3	3.6	27.2
<i>M. poutassou</i>	17.5	209.9	287.5	515.1	671.9	1005.7	1311.9	4019.5
<i>M. merluccius</i>	3.6	19.1	36.6	18.2	1.8	0.0	0.0	79.3
<i>S. pilchardus</i>	0.0	0.0	6.8	22.7	40.4	115.0	68.1	253.1
<i>E. encrasicolus</i>	4.6	47.3	13.0	1.8	2.3	0.0	0.0	69.0
<i>T. trachurus</i>	0.5	4.4	55.2	26.5	25.8	97.9	68.0	278.3
Otros peces	9.4	34.9	47.3	47.6	44.9	44.7	206.7	435.5
Consumo trimestral total (g)	47.7	319.0	453.1	635.0	793.1	1284.3	1680.1	5212.3
Densidad energética media, kJ/g	5.4	5.3	5.5	5.2	5.2	5.4	5.3	
Consumo total en energía (kJ)	258	1688	2471	3283	4102	6963	8909	27674

7.2.3.1 Consumo por rango de tallas de las principales presas de importancia comercial

En la Figura 75 se presenta la distribución de tallas de la bacaladilla observada en los estómagos de merluza analizados, a partir de la cual se obtiene el número de bacaladillas por rango de tallas consumidas anualmente por una merluza por edad (Tabla 72). De acuerdo con estos resultados a lo largo de su vida una merluza consumiría unas 320 bacaladillas, más de un tercio de las cuales medirían entre 20 y 25 cm, y su consumo estaría bastante repartido entre todas las clases de edad de merluza.

Tabla 72. Número de bacaladillas por rango de tallas consumidas por una merluza por edad en un año.

Talla (cm)	Edad							Total
	0	1	2	3	4	5	6+	
<5	0.3	0.4	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.9
5-10	0.8	1.5	0.7	0.1	0.2	0.0	0.0	3.2
10-15	4.5	30.4	22.9	8.2	2.4	2.8	1.7	72.9
15-20	0.7	6.9	15.1	16.4	9.5	10.9	9.2	68.7
20-25	0.0	1.1	9.9	21.3	23.9	37.0	33.4	126.5
25-30	0.0	0.0	0.7	4.1	10.1	10.7	18.1	43.8
30-35	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.9	1.8	3.2
Total	6.3	40.2	49.3	50.0	46.6	62.2	64.2	319.1

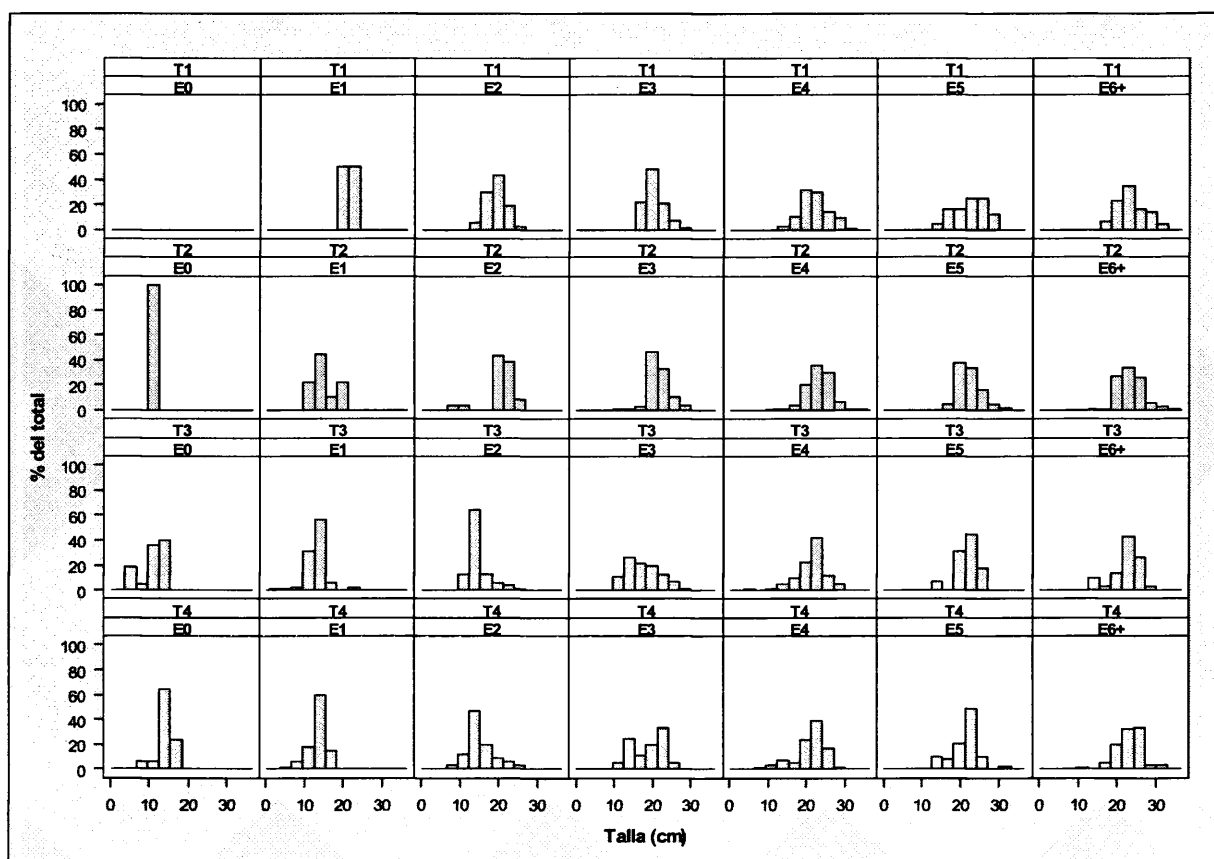


Figura 75. Distribución por rango de tallas de la bacaladilla en los estómagos de merluza por edad (E) y trimestre (T).

La Figura 76 presenta las distribuciones de tallas en los estómagos de merluza analizados de la merluza presa y el jurel. Al igual que en el caso anterior, a partir de esta información se estima el número de merluzas y jureles consumidos anualmente por una merluza de cada edad (Tabla 73 y Tabla 74). Según estos resultados a lo largo de su vida una merluza consumiría unas 11 merluzas y 33 jureles, tres cuartos de las merluzas consumidas estarían entre 15 y 30 cm, más de la mitad de las cuales serían consumidas por merluzas de edad 0 a 2. En el caso del jurel casi el 90% de los predados por la merluza estarían entre 10 y 25 cm, principalmente entre 15 y 20 cm, consumidos por merluzas de edad 1 a 3 con una incidencia destacable también en edad 6+.

Tabla 73. Número de merluzas presa por rango de tallas consumidas por una merluza por edad en un año.

Talla (cm)	Edad predador							Total
	0	1	2	3	4	5	6+	
<5	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4
5-10	0.8	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1
10-15	0.9	1.8	0.8	0.3	0.0	0.0	0.2	4.0
15-20	0.2	0.4	0.6	0.0	0.3	0.0	0.0	1.5
20-25	0.0	0.0	0.6	0.6	0.5	1.0	0.0	2.8
25-30	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	1.1	1.3
30-35	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.2
Total	2.3	2.5	2.1	1.1	0.9	1.0	1.3	11.3

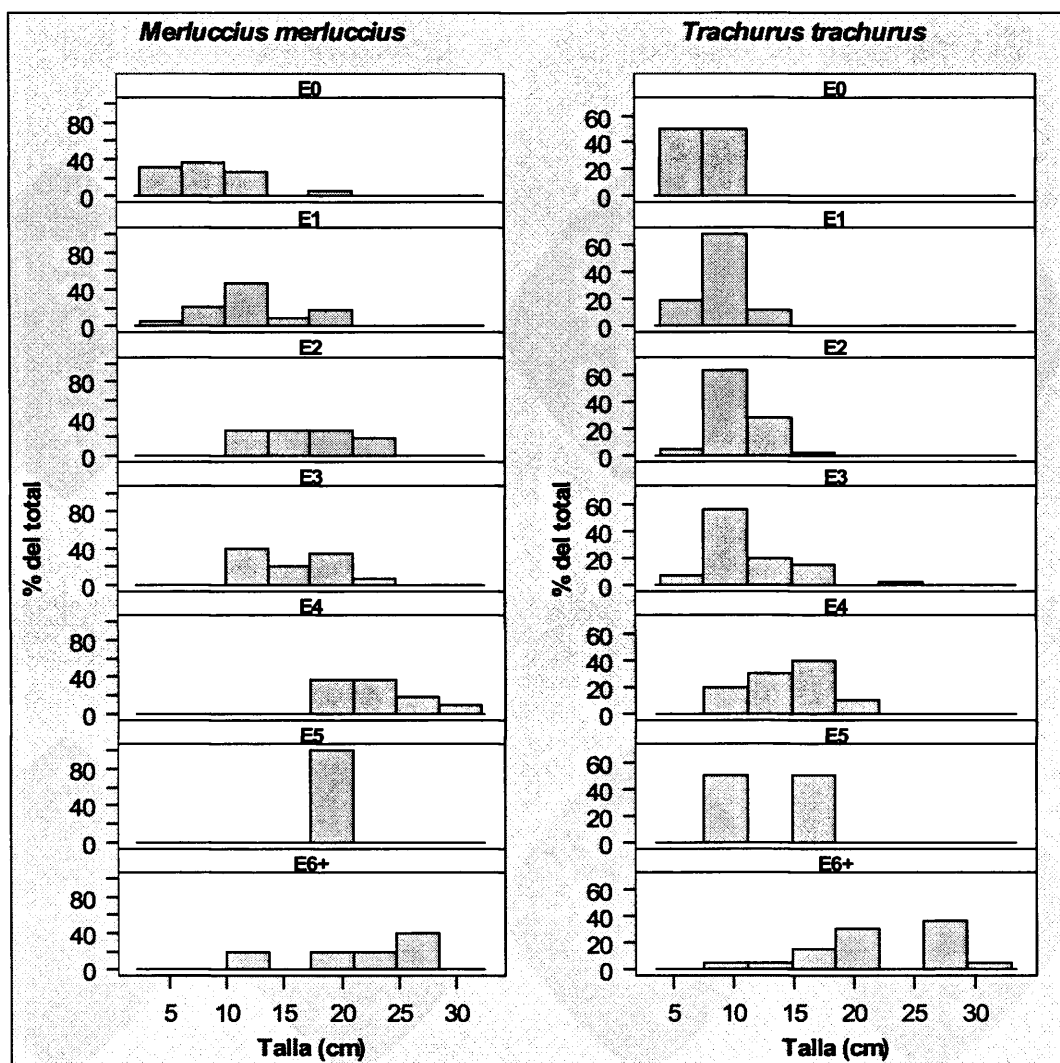


Figura 76. Distribución por rango de tallas de la merluza y el jurel en los estómagos de merluza por edad (E).

Tabla 74. Número de jureles por rango de tallas consumidas por una merluza por edad en un año.

Talla (cm)	Edad predador							Total
	0	1	2	3	4	5	6+	
<5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
5-10	1.6	1.4	2.3	0.6	0.4	0.0	0.0	6.3
10-15	0.2	8.1	7.6	2.4	0.3	0.2	0.1	18.9
15-20	0.0	0.0	1.3	0.9	0.8	0.2	1.0	4.3
20-25	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.4	1.1	1.8
25-30	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.4	0.9	1.4
30-35	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.4
Total	1.7	9.5	11.4	4.2	1.6	1.2	3.6	33.2

7.2.4 Aplicación del modelo de evacuación gástrica con el nuevo modelo de crecimiento derivado del marcado

Obviamente un crecimiento más rápido implica una mayor talla media por edad, y por lo tanto el consumo medio por edad también será mayor en términos absolutos de peso o volumen, puesto que como se ha visto en apartados anteriores, a mayor tamaño hay un mayor contenido estomacal medio. No ocurre lo mismo con el consumo en porcentaje del peso del cuerpo, que como se observa en el apartado 7.2.1 y en la Tabla 21, desciende con la talla/edad, aunque en

algunos casos alcanza un máximo en la edad 1 utilizando del modelo de crecimiento de Piñeiro & Saínza (2003).

Por ello, ante las dudas respecto al crecimiento de esta especie, ya comentadas en la introducción (ver Sección 1.2.3 y de Pontual *et al.*, 2004), y lo expuesto en el párrafo anterior, se ha realizado una estimación preliminar del consumo absoluto en gramos y en porcentaje del peso del cuerpo que se obtendría aplicando el modelo de crecimiento de von Bertalanffy obtenido a partir de los experimentos de marcado y dado en de Pontual *et al.* (2006), aplicando la clave determinística según lo explicado en el apartado 7.1.2, en la forma:

$$t = \text{int} \left(- \left(\frac{1}{0.250} \right) * \ln \left(1 - \frac{(L + 0.5)}{110} \right) \right)$$

Hay que aclarar que estos experimentos se han realizado en la parte francesa del Golfo de Vizcaya, ocupada por el Stock Norte de merluza. Por lo tanto esta extrapolación a la zona del Cantábrico y Galicia, ocupado por el denominado Stock Sur de merluza, ha de considerarse con precaución, aunque los resultados preliminares de experiencias de marcado realizadas en la zona de Galicia están dando resultados similares a los del citado trabajo (com. pers. C. Piñeiro, Instituto Español de Oceanografía, Vigo). El resto de parámetros utilizados en la estimación del consumo mediante el modelo de evacuación gástrica son los explicados en los apartados 7.1.1, 7.1.3 y 7.1.4.

Tabla 75a. Distribución por edad y trimestre de los estómagos utilizados en la estimación del consumo con el modelo de crecimiento de Pontual *et al.* (2006). (RT: rango de tallas abarcado por cada clase de edad (cm). Vac.: vacíos; Llen: llenos; Reg: Regurgitados y Tot: Total).

Edad	RT	1º Trimestre				2º Trimestre				3º Trimestre				4º Trimestre				Total
		Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	
0	(9-23)	249	273	196	718	597	324	311	1232	423	404	162	989	628	449	155	1232	4171
1	(24-42)	402	333	160	895	318	289	141	748	536	451	171	1158	755	787	151	1693	4494
2	(43-57)	486	235	127	848	452	447	210	1109	314	144	111	569	362	330	106	798	3324
3	(58-69)	55	25	28	108	101	75	42	218	19	8	14	41	40	38	14	92	459
4	(70-77)	4	5	2	11	6	3	6	15	0	1	3	4	7	2	2	11	41
5	(78-84)	0	0	1	1	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0	1	1	5
6+	(85-90)	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Total		1197	871	514	2582	1474	1139	712	3325	1292	1008	461	2761	1792	1606	429	3827	12495

Tabla 75b. Distribución por edades agrupadas hasta 3+

Edad	RT	1º Trimestre				2º Trimestre				3º Trimestre				4º Trimestre				Total
		Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	Vac.	Llen.	Reg.	Tot.	
0	(9-23)	249	273	196	718	597	324	311	1232	423	404	162	989	628	449	155	1232	4171
1	(24-42)	402	333	160	895	318	289	141	748	536	451	171	1158	755	787	151	1693	4494
2	(43-57)	486	235	127	848	452	447	210	1109	314	144	111	569	362	330	106	798	3324
3+	(58-90)	60	30	31	121	107	79	50	236	19	9	17	45	47	40	17	104	506
Total		1197	871	514	2582	1474	1139	712	3325	1292	1008	461	2761	1792	1606	429	3827	12495

La nueva distribución de estómagos llenos, vacíos y regurgitados en la muestra se presenta en la Tabla 75a. El problema que surgió tras aplicar el nuevo modelo de crecimiento, fue que sólo se conservaban muestras representativas para las clases de edad de 0 a 3, siendo muy reducidos los

tamaños de muestra para las edades 4, 5 y 6+, ya que corresponden sólo a individuos mayores de 70 cm. Por lo tanto, y teniendo en cuenta lo escaso de los individuos mayores de esta talla tanto en la muestra como en la población (ICES, 2005) se decidió utilizar un grupo plus para la edad 3, que como se ha dicho corresponde sólo a los individuos de 58-69 cm para la edad 3 y mayores de 70 cm para el resto de edades (Tabla 75b).

Tabla 76. Consumo diario en gramos por edad y trimestre utilizando el modelo de crecimiento a partir del marcado (de Pontual *et al.* 2006). I.C.: intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap.

Trimestre		Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3+
1º	Consumo	1.00	6.08	10.67	20.86
	I.C.	0.88-1.13	5.37-6.82	9.37-11.98	13.82-28.39
2º	Consumo	0.62	6.88	13.48	23.35
	I.C.	0.53-0.71	6.07-7.69	12.30-14.72	17.81-29.38
3º	Consumo	1.14	6.03	11.26	17.18
	I.C.	1.00-1.29	5.45-6.64	9.34-13.24	4.90-35.85
4º	Consumo	0.75	5.83	11.44	18.49
	I.C.	0.64-0.87	5.45-6.25	10.15-12.68	13.29-24.03

El consumo en peso de una merluza por edad y trimestre (Figura 77 y Tabla 76) varía desde los 0.62 g/24h en las merluzas de edad 0 en el segundo trimestre, a los más de 23 g/24h de una merluza de edad 3+ en el segundo trimestre. Considerando los intervalos de confianza al 95%, aunque existen diferencias trimestrales en el consumo, que se manifiestan principalmente en un mayor consumo en el segundo trimestre a partir de la edad 1, estas no son significativas en la mayoría de los casos ya que los intervalos de confianza se solapan; sólo en el caso de las diferencias entre el primer y el segundo trimestre en la edad 2 los intervalos de confianza no están solapados y podemos hablar de diferencias significativas.

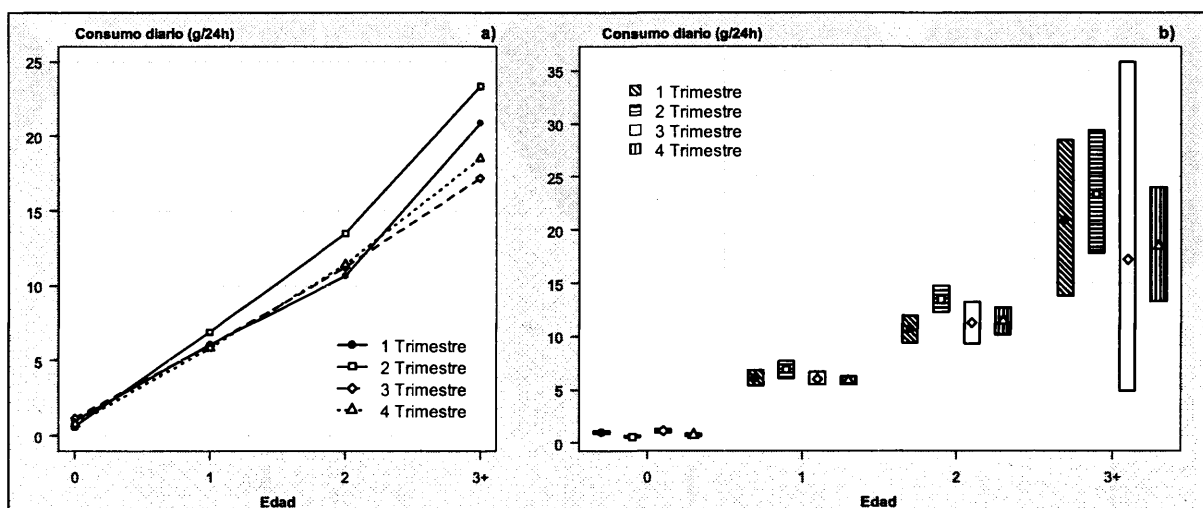


Figura 77. a) Consumo diario de la merluza por edad y trimestre utilizando el modelo de crecimiento a partir del marcado (de Pontual *et al.* 2006). b) Intervalos de confianza bootstrap al 95%

En cuanto al consumo diario en porcentaje del peso del cuerpo (Tabla 77 y Figura 78), los resultados de aplicar el nuevo modelo de crecimiento derivado de las experiencias de marcado

indican la misma pauta que con el otro modelo de crecimiento, un descenso del consumo en porcentaje del peso del cuerpo pero con unas pendientes de descenso más pronunciadas, ya que se produce un importante descenso del consumo relativo entre la edad 0 y la edad 1 para todos los trimestres excepto en el segundo, en el que se produce un aumento entre la edad 0 y la 1. En la edad 0 el segundo trimestre presenta un consumo en porcentaje significativamente menor que el resto de trimestres, y otro tanto ocurre en la edad 1 con el último trimestre. En el resto de trimestres las diferencias son menos evidentes y los intervalos de confianza se solapan entre todas las combinaciones de trimestres en cada edad. En este caso en la clase de edad 3+ se obtiene el mismo resultado que en las dos edades inferiores con un mayor consumo en el segundo trimestre, sin embargo esta conclusión es incierta por los bajos tamaños de muestra y los grandes intervalos de confianza asociados a estas estimaciones.

Tabla 77. Consumo diario en porcentaje del peso del cuerpo por edad y trimestre utilizando el modelo de crecimiento a partir del marcado (de Pontual *et al.* 2006). I.C.: intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap.

Trimestre		Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3+
1º	Consumo	3.24	2.16	1.41	1.26
	I.C.	2.84-3.64	1.91-2.43	1.24-1.58	0.84-1.72
2º	Consumo	1.83	2.59	1.59	1.35
	I.C.	1.56-2.09	2.28-2.89	1.45-1.74	1.03-1.70
3º	Consumo	3.73	2.31	1.34	0.96
	I.C.	3.27-4.22	2.09-2.55	1.11-1.57	0.27-2.00
4º	Consumo	2.88	1.90	1.49	1.02
	I.C.	2.45-3.33	1.77-2.04	1.32-1.65	0.73-1.32

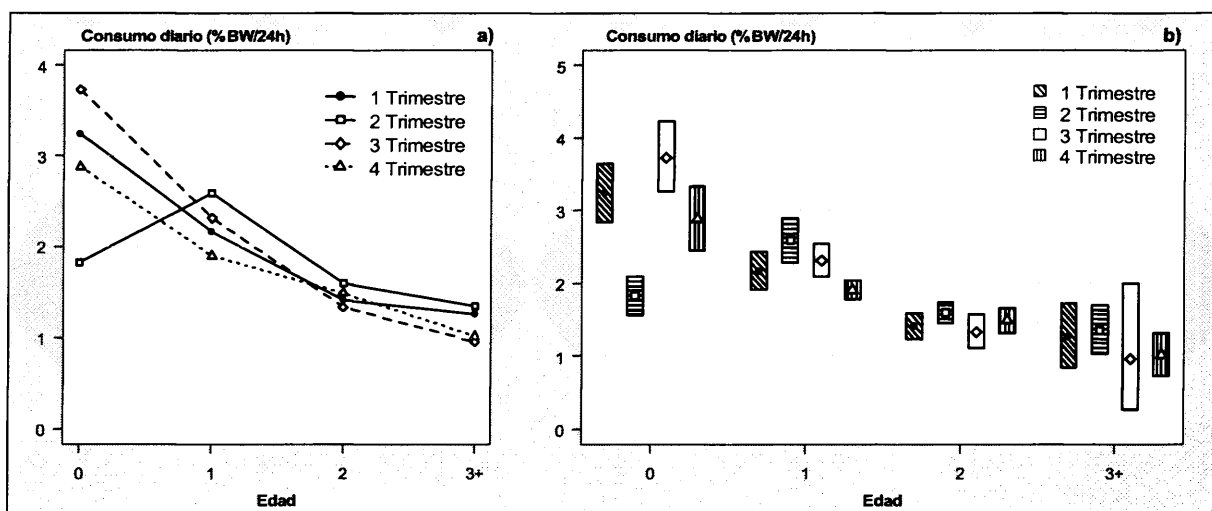


Figura 78. a) Consumo diario de la merluza en porcentaje del peso del cuerpo por edad y trimestre utilizando el modelo de crecimiento a partir del marcado (de Pontual *et al.* 2006). b) Intervalos de confianza bootstrap al 95%

7.2.4.1 Consumo por rango de tallas de las principales presas de importancia comercial con el modelo de crecimiento del mercado

Como ejemplo del efecto de la aplicación del modelo de crecimiento rápido (de Pontual *et al.*, 2006), y para permitir la comparación con los resultados expuestos en el apartado 7.2.3.1, se ha estimado el consumo de la merluza sobre las principales presas de importancia comercial. Así en la Figura 79 se presentan las distribuciones de talla de bacaladilla, merluza presa y jurel observadas en los estómagos de las distintas clases de edad de la merluza predador a partir de las cuales, y utilizando los consumos de estas especies obtenidos a partir de los resultados expuestos en el apartado 7.2.4 se obtuvieron los resultados presentados a continuación.

Tabla 78. Peso y número de bacaladillas por rango de tallas consumidas por una merluza por edad en un año. Modelo de crecimiento rápido (de Pontual *et al.* 2006).

Talla (cm)	Edad predador				Total
	0	1	2	3+	
<5	0.4	0.0	0.2	0.0	0.6
5-10	0.9	0.4	0.1	0.0	1.4
10-15	6.7	14.2	2.3	2.9	26.1
15-20	0.9	12.4	9.2	12.7	35.1
20-25	0.0	12.7	27.6	29.5	69.9
25-30	0.0	2.7	10.6	17.9	31.2
30-35	0.0	0.0	0.8	1.3	2.1
Total	8.8	42.5	50.7	64.3	166.4
Consumo (g/año)	100	1686	3616	4658	10060

Tal y como se ha visto en la sección anterior, la aplicación del modelo de crecimiento rápido produce, como es evidente, una "aceleración" de todos los cambios en la dieta y la historia biológica de la merluza, así la predación sobre bacaladilla (Tabla 78) ya tiene un peso considerable en la edad 0 con un consumo de 100 g anuales y de 8 individuos con tallas principalmente entre 10 y 15 cm, durante la edad 2 una merluza consume alrededor de 1700 g de bacaladilla, 43 individuos con tallas entre 10 y 25 cm, mientras que en las edades 2 y 3 el consumo supera los 3.5 kg y más de 50 individuos de tallas entre 15 y 30 cm.

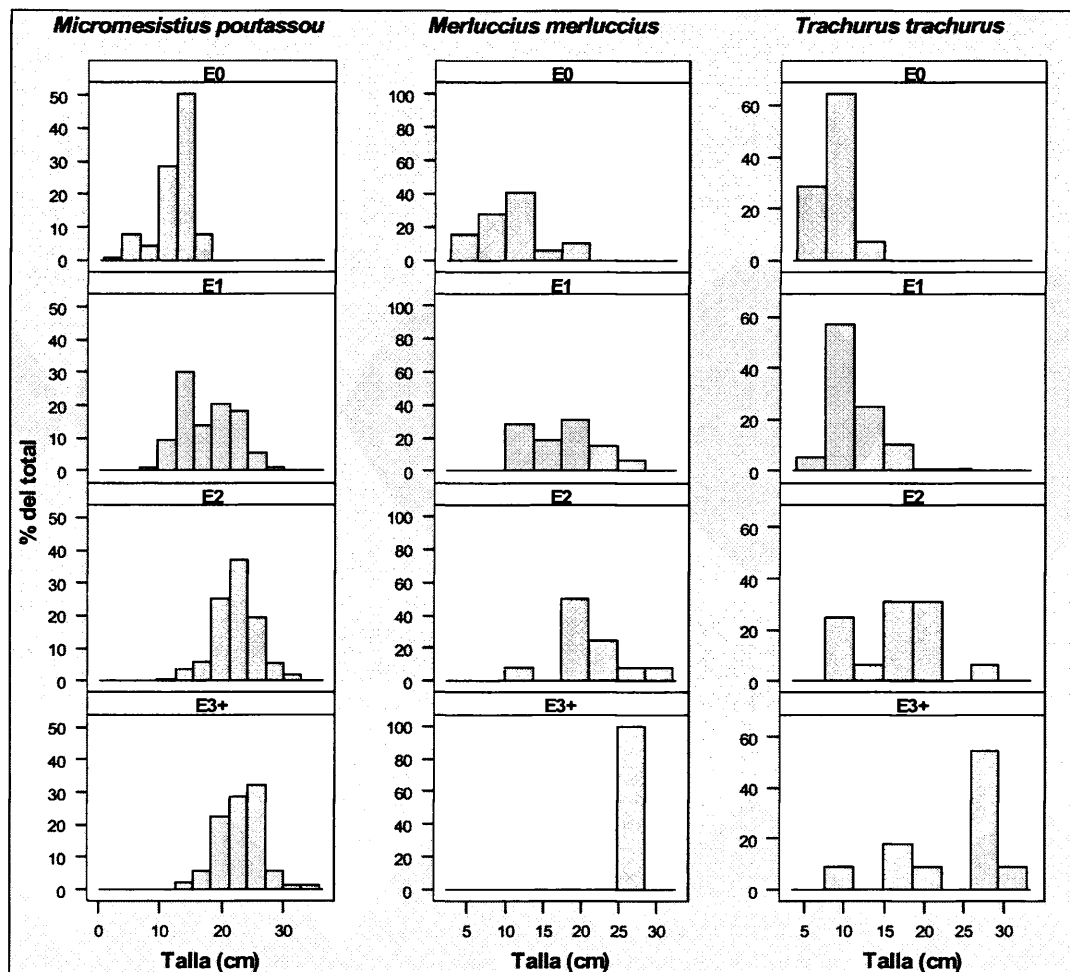


Figura 79. Distribución por rango de tallas de la bacaladilla, la merluza y el jurel en los estómagos de merluza por edad (E) utilizando el modelo de crecimiento a partir del marcado (de Pontual *et al.* 2006)

En el caso del canibalismo (Tabla 79) observamos su reducida importancia, con alrededor de 5 individuos consumidos por una merluza a lo largo de su historia biológica. Éstos, en cuanto a número, se reparten principalmente en la edad 0, que predan sobre individuos menores de 15 cm, y en menor medida en las edades 1 y 2 en que las merluzas ya predan sobre individuos mayores de 10 cm y ya preferentemente mayores de 20 cm en las merluzas de edad 2, mientras que en la edad 3+ la predación es muy ocasional y sobre individuos grandes.

Tabla 79. Peso y número de merluzas por rango de tallas consumidas por una merluza por edad en un año. Modelo de crecimiento rápido (de Pontual *et al.* 2006).

Talla (cm)	Edad predador				Total
	0	1	2	3+	
<5	0.3	0.0	0.0	0.0	0.3
5-10	0.7	0.0	0.0	0.0	0.7
10-15	1.1	0.5	0.0	0.0	1.6
15-20	0.2	0.3	0.3	0.0	0.7
20-25	0.0	0.4	0.7	0.0	1.1
≥25	0.0	0.1	0.3	0.1	0.5
Total	2.3	1.2	1.2	0.1	4.9
Consumo (g/año)	21.7	49.3	94.8	13.1	179.0

Por último, en lo que hace referencia al jurel (Tabla 80), al aplicar el modelo de crecimiento rápido la merluza preda sobre él ya desde la edad 0, principalmente individuos pequeños (5-10 cm) y consumiendo 13.5 g, algo más de un individuo y medio, por año. Durante la edad 1 se amplía el rango de tallas predadas y el número de individuos aumenta a casi 7, principalmente entre 5 y 20 cm. En esta edad 1 es en la que la merluza consume el mayor número de jureles, ya que en la edad 2 el número baja considerablemente hasta 1.4 como media, de casi todas las tallas hasta 25 cm. Y ya en la edad 3+ aumenta la predación de individuos mayores de 25 cm, lo que produce un incremento del consumo anual de una merluza 3+ hasta más de 700 g de jurel.

Tabla 80. Peso y número de jureles por rango de tallas consumidas por una merluza por edad en un año. Modelo de crecimiento rápido (de Pontual *et al.* 2006).

Talla (cm)	Edad predador				Total
	0	1	2	3+	
5-10	1.3	1.1	0.2	0.0	2.6
10-15	0.3	4.8	0.2	0.3	5.6
15-20	0.0	0.8	0.4	1.7	2.9
20-25	0.0	0.1	0.4	0.3	0.8
≥ 25	0.0	0.0	0.1	3.0	3.2
Total	1.6	6.8	1.4	5.3	15.0
Consumo (g/año)	13.5	141.5	73.9	721.6	950.6

7.2.5 Ciclo diario de alimentación

Según se observa en la Figura 80, en el rango menor de tallas (9-17 cm) el porcentaje de presas en digestión 1 desciende con la hora del día, detectándose diferencias significativas entre 6 y las 10 h y el resto del día ($p(\chi^2_5) < 0.01$), mientras que entre el resto de los intervalos horarios no existen diferencias significativas en el porcentaje de presas en digestión 1 día (6-10 h: $p(\chi^2_1) = 0.7$; 10-18 h: $p(\chi^2_1) = 0.9$). También es destacable y estadísticamente significativo el aumento de presas en digestión 3 a partir de las 14 h, no existiendo diferencias entre las 8 y las 14 h ($p(\chi^2_2) = 0.4$). En cuanto a la variación del porcentaje de vacuidad, este aumenta de forma constante con la hora, con la excepción del intervalo entre las 8 y las 10 h que presenta un porcentaje de vacuidad similar a los de después de las 14 h; las diferencias son estadísticamente significativas para el total de la distribución horaria pero no cuando sólo se considera el intervalo entre las 10 y las 18 h ($p(\chi^2_2) = 0.1$). Estos resultados sugieren que las merluzas de este rango de tallas se alimentan principalmente durante la noche o a primera hora del día.

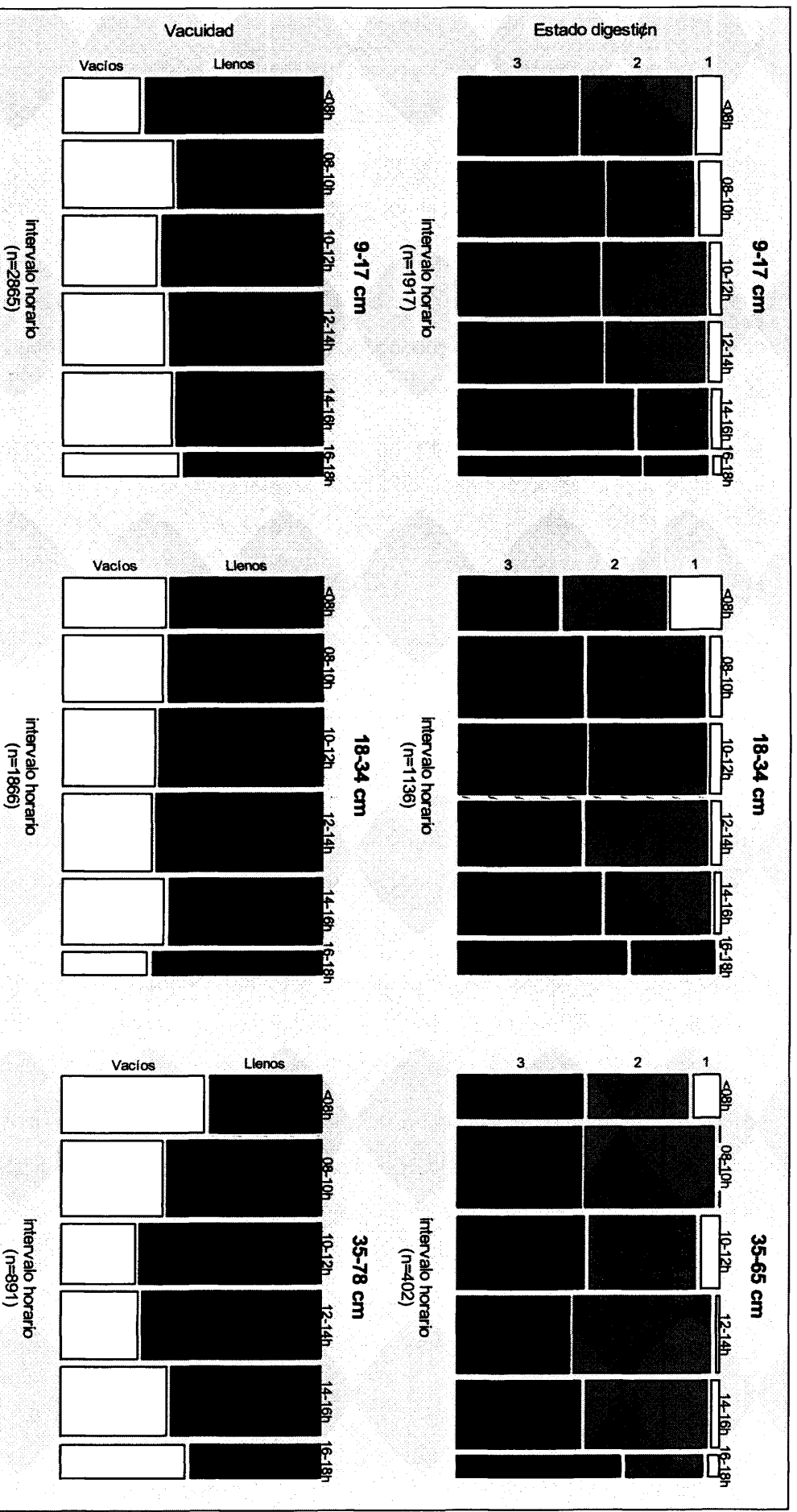


Figura 80. Variación del número de presas en estado de digestión 1, 2 y 3 (gráficas en la fila superior) y variación del número de estómagos llenos y vacíos (gráficas en la fila inferior) por rango de tallas e intervalo horario. Entre paréntesis número de estómagos (llenos y vacíos) observados. La anchura de las barras verticales es proporcional al número de estómagos en la muestra del correspondiente rango horario.

En el caso del rango de tallas entre 18 y 34 cm se aprecia asimismo un descenso del porcentaje de presas en digestión 1 a lo largo del día, sin embargo el único intervalo que presenta diferencias significativas respecto al resto del día es el de antes de las 8 h, no siendo significativo el pequeño pero continuo descenso que se produce durante el resto del día ($p(\chi^2_4)=0.2$). Al igual que en el rango de tallas anterior se observa un aumento del porcentaje de presas en digestión 3 a partir de las 14 h, asimismo con diferencias significativas ($p(\chi^2_5)<0.01$) cuando se incluyen estos intervalos horarios pero no al excluirlas (6–14 h: $p(\chi^2_3)=0.1$). Respecto al porcentaje de vacuidad, en este rango de talla no se encuentran diferencias significativas a lo largo del día ($p(\chi^2_5)=0.5$).

Por último, en el caso de las merluzas grandes (>35 cm), la situación es muy distinta de la de los individuos más pequeños, ya que aunque existen diferencias significativas en el porcentaje de presas en digestión 1 para el total de la distribución horaria ($p(\chi^2_5)=0.01$), no se observa ningún patrón claro de evolución a lo largo del día, y en todo caso parece haber dos picos, uno en el primer intervalo muestreado (antes de las 8 h) y otro a media mañana (10–12 h) con un aumento progresivo hacia el final del día en los tres intervalos entre las 12 y las 18 h. Sin embargo, la variación del porcentaje de vacuidad muestra un claro ciclo con un descenso del porcentaje de estómagos vacíos entre las 6 y las 10 h, a partir de esta hora se mantiene el porcentaje de estómagos vacíos y empieza a aumentar a partir de las 14h, estas diferencias son estadísticamente significativas para el total del intervalo ($p(\chi^2_5)<0.01$) pero no entre las 10 y las 14 h ($p(\chi^2_1)=0.8$). Resulta difícil interpretar estos resultados por el anteriormente mencionado tamaño de las presas, sobre todo teniendo en cuenta que en este rango de tallas no existe un patrón claro de aparición de presas en digestión 1, mientras que en el rango de tallas inferior éstas aparecen con un patrón completamente distinto.

7.3 Discusión

7.3.1 Consumo

En la revisión bibliográfica realizada para el presente estudio sólo se han encontrado dos trabajos publicados sobre el consumo de la merluza europea: Du Buit (1996) y Cartes *et al.* (2004), además de aquellos en los que ha participado el autor de la presente tesis doctoral en colaboración con otros autores, y que constituyen la base del presente trabajo (Velasco & Olaso, 2000, Riis-Vestergaard *et al.* 2000). Sin embargo, sí existen numerosos trabajos sobre el consumo de otras especies del género (Durbin *et al.*, 1983; Francis, 1983; Tanasichuk *et al.*, 1991; Stobberup, 1992; Kilongo y Mehl, 1997; Pillar y Barange, 1995; por citar algunos entre los más

recientes, en seis especies distintas y utilizando distintos métodos), pero a pesar de la abundancia de trabajos, el principal problema que se encuentra al intentar establecer comparaciones con los resultados presentados, son los distintos métodos utilizados en la estimación del consumo; y a que por otra parte no todos los autores dan sus resultados en unidades comparables como es el consumo en porcentaje del peso del cuerpo, centrándose en algunos casos más en el consumo ejercido por el predador sobre las poblaciones de las presas que en el predador mismo (p. ej. Kilongo & Mehl, 1997).

El modelo de evacuación gástrica utilizado en este trabajo tiene la ventaja de tener en cuenta los principales aspectos que, según numerosos trabajos, influyen en la tasa de digestión de las presas, como son la talla del predador y la temperatura (ver las revisiones de Bromley, 1994 y Jobling, 1981), así como el tipo de presas consumidas, aspecto este último que se puede contemplar de forma razonable a partir de su contenido energético (Andersen, 1999). El principal problema de este método en el caso de la merluza europea es que, debido a la imposibilidad de experimentar en laboratorio, no se ha podido comprobar en esta especie la validez del modelo de evacuación gástrica para gádidos utilizado, pero dado que se trata de un modelo estimado a partir de experimentos en distintas especies de gádidos, con comportamientos y dietas similares a los de la merluza, parece razonable su extrapolación a la merluza europea utilizando los parámetros obtenidos para el merlán (*M. merlangius*) y el carbonero (*P. virens*), tal y como se ha expuesto en la metodología (Apartado 2.5.6).

Las estimaciones de consumo obtenidas en el presente trabajo están dentro del rango estimado en los estudios de consumo citados anteriormente, cuyos resultados se resumen en la Tabla 81. En el caso de las estimaciones realizadas en *M. merluccius*, nuestras estimaciones son similares aunque algo inferiores a las obtenidas por Cartes *et al.* (2004), aunque estas diferencias pueden deberse, al menos en parte, a que en este trabajo se utiliza una gamba para estimar la evacuación gástrica, y los crustáceos con caparazón se digieren más lentamente que los peces u otras presas sin caparazón (sin embargo esta consideración no afectaría de igual manera a los crustáceos, para los cuales se aplica el modelo original de evacuación gástrica propuesto por Maynou & Cartes (1997), ya que éstos trituran las presas antes de ingerirlas). En el caso de Du Buit (1996), las estimaciones son sensiblemente mayores que las obtenidas en este estudio, hecho que podría explicarse por la exclusión de los estómagos vacíos como ya se comentó con respecto a las estimaciones del volumen medio obtenidas por esta autora, también sensiblemente mayores que las de este trabajo (ver Apartado 3.3.4, pag. 102). Dado los altos porcentajes de estómagos vacíos que se observan en

la merluza, excluir éstos del cálculo del volumen/peso estomacal medio y del consumo, ha de resultar en una sobreestimación de dichos parámetros. Puesto que con esta exclusión se presupone que toda la población se está alimentando en todo momento, y se obvia que debe existir un intervalo entre una ingesta y otra, ya que esta es la única explicación a la aparición de estómagos vacíos, por lo que parece lógico tener en cuenta esta circunstancia incluyendo los estómagos vacíos a la hora de hacer las medias o las estimaciones de consumo.

Tabla 81. Resultados de distintos estudios sobre consumo en especies del género *Merluccius*.

Autor	Especie	Modelo	Temperatura	Rango tallas	Ración diaria (% BW)	Contenido estomacal (%BW)
Este trabajo I Este trabajo II	<i>M. merluccius</i>	Evacuación gástrica	10-15° C	10-90 cm	1.2 - 3.6% 1.0 - 3.8 %	1.3 - 7.4 %
Du Buit (1996)	<i>M. merluccius</i>	Jones (1978)	9-11° C	25-100 cm	3.0-7.8%	4.0-11.1 %
Cartes <i>et al.</i> (2004)	<i>M. merluccius</i>	Maynou & Cartes (1997) Eggers (1977)	11.9° C	10-68 cm	1.01-5.51% 4.08-4.74%	0.5-5.65%
Durbin <i>et al.</i> (1983)	<i>M. bilinearis</i>	Elliot & Persson (1978)	5.72°C	≤ 20 cm	1.36 - 1.82%	0.785%
			8.46°C		4.45 - 4.65%	1.056%
			5.72°C	20-64 cm	1.01 - 2.40%	1.044%
			8.46°C		0.61 - 1.92%	0.565%
Francis (1983)	<i>M. productus</i>	Bioenergético	Alimentación Anual	20-60 cm	1.09 - 0.71% 0.4 - 0.5%	—
Tanasichuk <i>et al.</i> (1991)	<i>M. productus</i>	Evacuación gástrica en campo	—	35-70 cm	1.27 - 2.28%	—
Stobberup (1992)	<i>M. gayi gayi</i>	Pennington (1985)	9-11° C	23-55 cm	1.4-2.7%	—
Pillar & Barange (1995)	<i>M. capensis</i>	Elliot & Persson (1978) Eggers (1977)	—	10-20 cm	5.51 % 4.15 %	—

En el caso de las diferencias que se aprecian con los resultados de Pillar & Barange (1995) para *M. capensis*, las más llamativas a pesar de tratarse de una especie distinta, éstas podrían deberse en parte a que este estudio se realizó con individuos muy pequeños, y como se ha visto el consumo en porcentaje del cuerpo disminuye con la talla, consideración a la que se debe añadir el hecho de que estos autores también excluyen los estómagos vacíos de las muestras utilizadas para estimar el consumo. Como se verá a continuación estas comparaciones, al estar basadas fundamentalmente en el rango de tallas abarcado, no se ven afectadas por el modelo de crecimiento utilizado en la estimación del consumo, por lo que las comparabilidad de los resultados del presente trabajo y los distintos estudios citados sigue siendo aplicable independientemente de cual sea el modelo de crecimiento de la merluza.

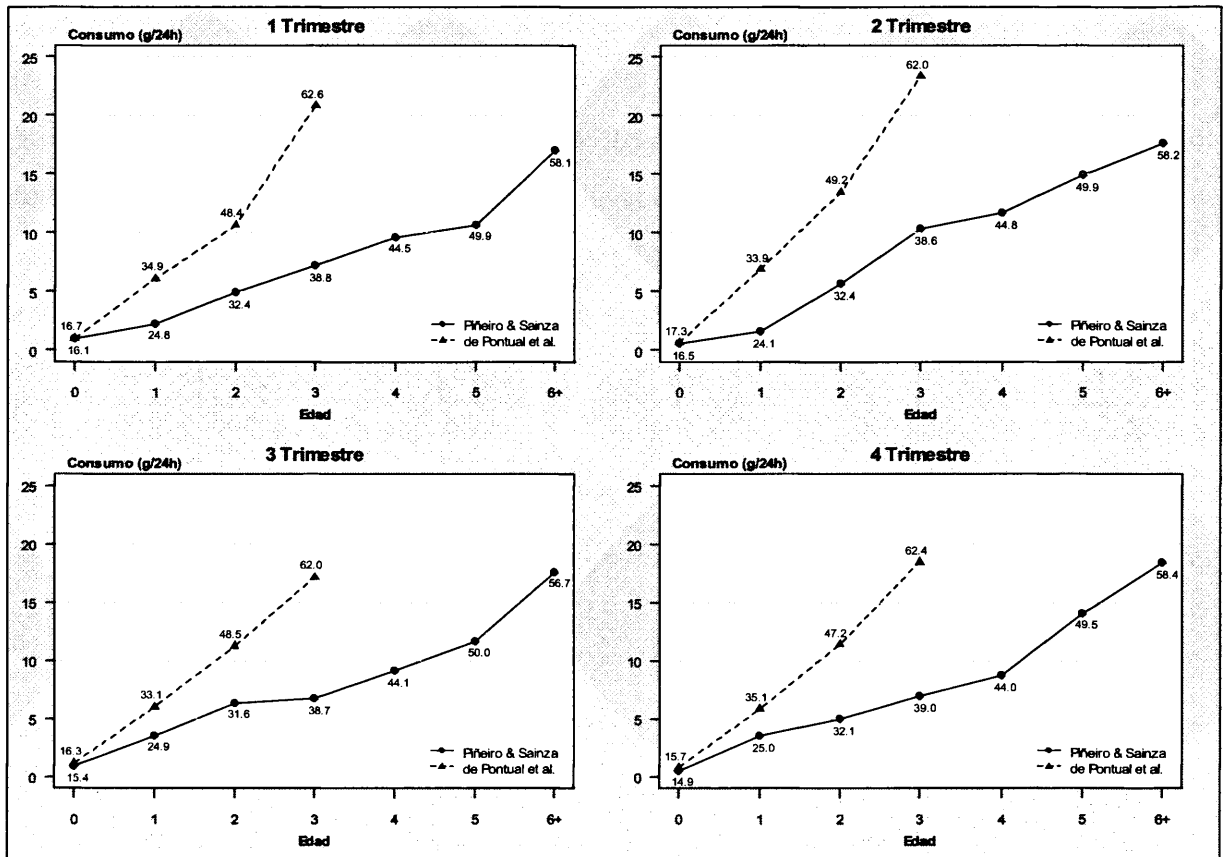


Figura 81.. Comparación de las estimaciones del consumo por edad y trimestre obtenidas con ambos modelos de crecimiento (Piñeiro & Sanza, 2003, de Pontual et al. 2006). Junto a cada punto se muestra la talla media (cm) en la muestra de los individuos de la edad correspondiente.

Respecto al efecto que podría tener del nuevo modelo de crecimiento obtenido a partir del marcado en las estimaciones del consumo, en la Figura 81 se observa como el consumo diario por edad es considerablemente mayor con el nuevo modelo de crecimiento, diferencia que se acentúa a edades mayores. Así el incremento en la edad 0 es del 22%, mientras que en la edad 3 llega a ser un 156% mayor, y estas diferencias son todavía mayores en algunas combinaciones trimestre/edad, como es el caso de la edad 1 del segundo trimestre, en el que, debido al mayor consumo de los peces de mayor tamaño, los resultados con el modelo de crecimiento más rápido llegan a ser hasta un 347% mayores (1.54 g/24h frente a 6.88 g/24h). Este incremento se debe claramente a la distinta talla en cada edad, ya que con el nuevo modelo la talla media de cada edad es mucho mayor; sin embargo el consumo por talla prácticamente no varía, como se observa en la Figura 82.

Por el contrario si tomamos las estimaciones del consumo de una merluza, es decir sumándolas a lo largo de todas las edades, 0-3+ con el modelo de crecimiento rápido y 0-6+ con el modelo previo, obtenemos un consumo un 47% mayor con el modelo de crecimiento lento que con el rápido (57.0 g/24 h frente a 38.8 g/24 h). Esto se debe a que en las edades menores el consumo es mucho menor, crece más rápido y consume más, pero en las mayores, con el crecimiento lento,

aunque el crecimiento sea más lento se prolonga mucho más en el tiempo. Esta misma conclusión es válida para las estimaciones de consumo sobre las principales especies comerciales (Apartado 7.2.4.1), en los que el consumo de un individuo de merluza sobre las tres presas utilizadas como ilustración desciende al aplicar el modelo de crecimiento rápido; sin embargo en lo que respecta al consumo de la población hay que tener en cuenta que también habría muchos más individuos de cada una de las edades, ya que utilizando la clave determinística propuesta por Hilborn & Walters (1992) por ejemplo la edad 0 pasa de incluir a los individuos menores de 22 cm a todos los menores de 25 cm y la edad 1 de 22–28 cm a 25–43 cm, resultados que explican las diferencias entre las distribuciones de individuos por edad de la Tabla 29 y la Tabla 75.

Por otra parte, los resultados obtenidos en una estimación anterior del consumo de la merluza (Velasco & Olaso, 2000), realizada con una muestra menor pero la misma metodología aplicada en el presente trabajo y con resultados similares a los presentados en esta tesis, fueron comparados con una estimación del consumo a partir de un modelo bioenergético, estimación presentada en el trabajo de Riis-Vestergaard *et al.* (2000). Los resultados de la aplicación del método bioenergético indicaban que los requerimientos energéticos de la merluza eran inferiores en más de un 30% a los que implicaban las estimaciones de consumo obtenidas por el método de evacuación gástrica. Estos autores estudiaban los distintos parámetros y procesos implicados en el modelo bioenergético (crecimiento, metabolismo, reproducción y natación; para los cuales se asumían similitudes entre la merluza y otros gádidos similares como *P. virens* o *M. merlangius*) y encontraban que la razón más plausible para este desfase era una importante infra-estimación del crecimiento. Esta hipótesis parece confirmarse, al menos preliminarmente, según los recientes resultados de la estimación del crecimiento de la merluza a partir de experimentos de marcado (de Pontual *et al.* 2004).

Teniendo en cuenta las incertidumbres sobre el crecimiento de esta especie y sus implicaciones para el consumo por edad, las cuales se observan claramente en la Figura 81, no se contempla dentro de los objetivos del presente estudio realizar una estimación de la incidencia de la predación del stock sur merluza en las poblaciones de sus principales presas. Sin embargo, los resultados obtenidos indican claramente que el consumo de la población de merluza sobre las poblaciones de bacaladilla, jurel o de la misma merluza han de ser destacables si tenemos en cuenta que la población estimada del stock sur de merluza (Portugal y el norte de España, es decir en un área mayor que la abarcada en la presente tesis) en la evaluación de 2003 (ICES, 2003) es de 27 000 toneladas y unos 111 millones de individuos. Esta estimación sólo se realiza para el modelo de

crecimiento de Piñeiro & Saínza (2003), ya que éste sigue el criterio aceptado en las evaluaciones del stock sur de merluza (ICES, 2005), y la falta de una evaluación siguiendo el modelo de crecimiento rápido, que sólo ha sido realizado de forma preliminar para el stock norte (Bertignac, 2004), hace que realizar estas estimaciones quede fuera de los objetivos del presente trabajo.

7.3.2 Ciclo diario de alimentación

Hay numerosos estudios sobre el ciclo diario en la alimentación de varias especies del género *Merluccius*, en varios casos los resultados apoyan la hipótesis de que la merluza se alimenta preferentemente durante la noche (Bowman, 1984; Tanasichuk *et al.*, 1991), aunque en otros casos es más variable y presenta más de un pico de alimentación (Andronov, 1987) o no se encuentra un patrón determinado (Pillar & Barange, 1997). Gordoa & Macpherson (1991) por su parte encontraron patrones contrarios en las dos especies que coexisten en las costas de Namibia, con una de las especies (*M. paradoxus*) alimentándose preferentemente durante la noche y la otra (*M. capensis*) durante el día. Estos resultados indican que no existe un comportamiento único en el género y que los patrones incluso pueden diferir en distintas estaciones (Bowman, 1984), con lo cual el ciclo diario de cada especie debe estar adaptado a su situación en función de la disponibilidad del alimento y la competencia por el mismo.

En el caso de la merluza europea hay menos estudios que hayan tratado este tema, sólo Hickling (1927), González *et al.* (1983) y Cartes *et al.* (2004) hacen referencia a este aspecto señalando en los tres casos que la actividad de alimentación es mayor durante la noche o justo al romper el día, que a lo largo del mismo. Orsi-Rellini *et al.* (1997) encontraron que los reclutas de merluza suben en la columna de agua durante la noche, presentando un comportamiento dependiente de la luz, y argumentan que esta migración probablemente es de carácter trófico. Hickling, y los autores que han realizado este estudio, sugieren que la alimentación se produce sobre todo durante la noche en la columna de agua aprovechando la migración diaria de muchas especies que suben en la columna durante este periodo, mientras que durante el día la merluza estaría posada sobre el fondo descansando.

El presente estudio, al igual que los dos últimos trabajos citados, no cubren el ciclo diario completo, no siendo posible establecer en que momento comienza el pico de alimentación debido a la falta de muestreos nocturnos, sin embargo los resultados sugieren el mismo patrón que los trabajos anteriores, o al menos una alimentación más intensa en algún momento de la noche que se detecta al menos hasta las 8-10 h en los individuos menores de 35 cm.

En cuanto a la alimentación en la columna de agua comentada por Hickling, evidentemente el carácter más bentófago de las merluzas pequeñas es hasta cierto punto contradictorio con la alimentación nocturna en la columna de agua; sin embargo hay que tener en cuenta que muchas de las presas suprabentónicas, especialmente los crustáceos, tienen una mayor actividad nocturna (Sorbe, 1984), y durante el día se encuentran semienterradas en el fondo, al tiempo que hay que tener en cuenta que la conclusión de este autor la extrajo principalmente a partir de la información de merluzas de tallas media a grande.

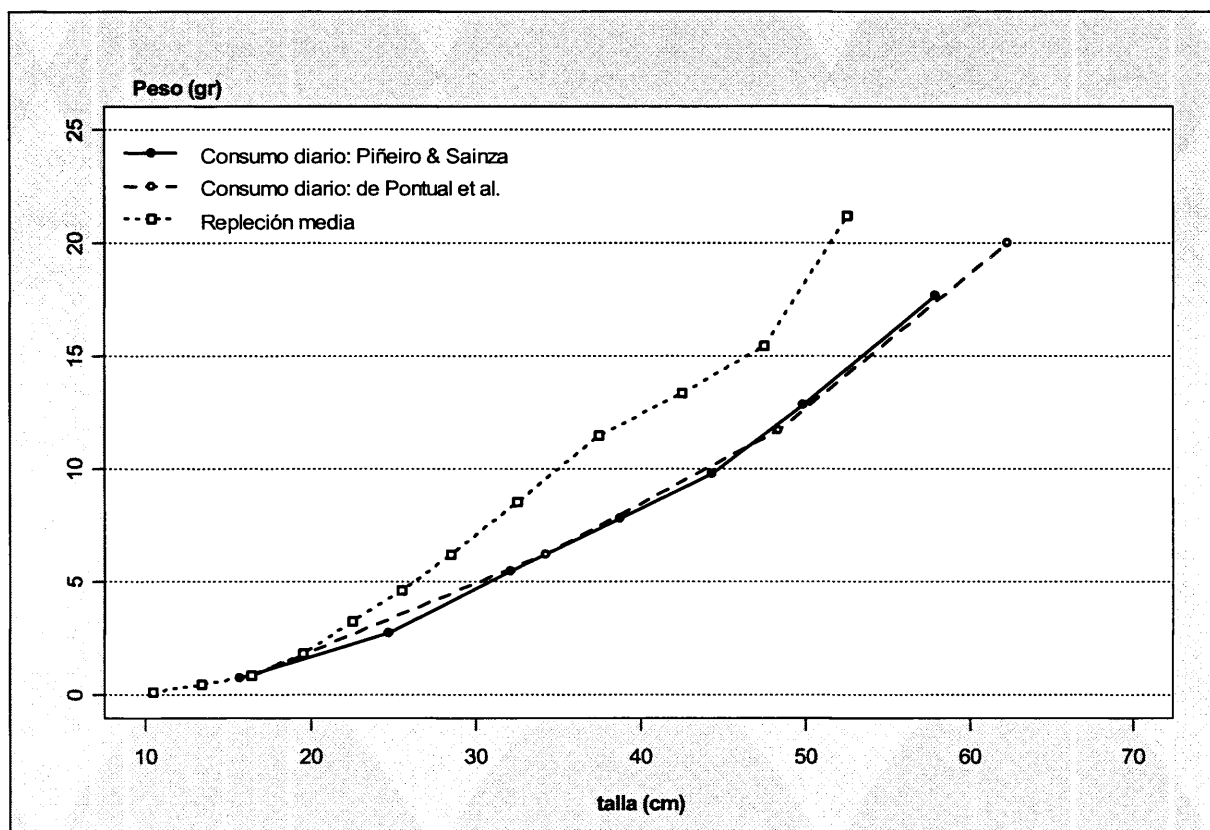


Figura 82. Comparación entre el consumo diario (media anual) y el peso estomacal medio por talla del predador.

En el caso de los individuos mayores de 35 cm el ciclo diario no parece ser tan claro, y aunque parece observarse un pico de alimentación antes de las 8:00 h también parecen existir otros momentos de alimentación, sugiriendo que el ciclo está menos definido que en los individuos menores. Esto puede deberse a que los predadores mayores se alimentan de presas mayores, en su mayoría peces, y aunque en parte puedan aprovechar sus migraciones diarias posiblemente dependen en menor medida de ellas. Por otra parte también es lógico que en los predadores mayores el ciclo sea menos claro en cuanto a la repleción, ya que como se observa en la Figura 82, la repleción media de las merluzas mayores de 20 cm (aprox.) es mayor que su consumo diario, lo cual implica que el tiempo necesario para digerir las presas es mayor de un día, lo que enmascararía

un posible pico de alimentación, enmascaramiento que debe ser mayor cuanto mayor sea el predador y su presa.

Este resultado, que la repleción media sea mayor que el consumo diario durante prácticamente la totalidad de la historia biológica de la merluza, es algo que no debe extrañarnos ya que según (Christensen *et al.* 2005), en general los modelos bioenergéticos indican que las tasas de alimentación suelen ser pequeñas comparadas con la ración máxima, un resultado que se cumple en este caso, puesto que las estimas de la ración máxima son aún mayores que los de la repleción media (ver Figura 16, Pag. 66).

El hecho de que el contenido estomacal medio sea mayor que el consumo diario, hace que el uso del número de presas frescas y de la observación de la variación de los grados de digestión sea un buen indicador para determinar ciclos horarios. Mientras que el porcentaje de estómagos vacíos y llenos, sólo sería un indicador adecuado en los casos en que la cantidad de alimento ingerida de una vez sea menor o aproximadamente igual a la que el animal puede digerir en un día. Por otra parte y recurriendo como ejemplo a la bacaladilla, como presa más habitual de la merluza, una bacaladilla de 20 cm viene a pesar unos 45 g, que según observamos en la citada figura sería más del doble del consumo diario de una merluza de 50 cm.

7.4 Conclusiones

- Ante la incertidumbre en el crecimiento de la merluza, no es posible establecer la tasa de consumo por edad, ya que aplicando el modelo de crecimiento rápido el consumo aumenta entre un 22% para la edad 0 hasta un 156% para la edad 3 (3+ en el caso del modelo de crecimiento rápido).
- Las estimaciones en porcentaje del peso del cuerpo presentan importantes diferencias respecto a las edades, sin embargo con cualquiera de los modelos de crecimiento se obtienen tasas diarias de consumo que van de 3.6–3.8 % del peso del cuerpo en los reclutas (edad 0 ó 1 según el modelo de crecimiento) a valores entre 1–1.3% entre las merluzas adultas.
- Aplicando el modelo de crecimiento lento (Piñeiro & Saínza, 2003) la estimación del consumo de una merluza a lo largo de toda su vida (0–6+) es de 21 kg, mientras que el consumo diario por edad es de:

	Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3	Edad 4	Edad 5	Edad 6+
Consumo (gr/24h)	0.72	2.71	5.47	7.81	9.78	12.84	17.66

- Con este mismo modelo una merluza a lo largo de su vida consumiría más de 300 bacaladillas, 30 jureles y 11 merluzas.
- Aplicando el modelo de crecimiento rápido (de Pontual *et al.*, 2006) el consumo estimado de una merluza a lo largo de toda su vida (0-3+) es de 14 kg, mientras que el consumo diario por edad sería:

	Edad 0	Edad 1	Edad 2	Edad 3+
Consumo (gr/24h)	0.88	6.20	11.71	19.97

- Con este modelo de crecimiento rápido una merluza a lo largo de su vida consumiría más de 150 bacaladillas, unos 15 jureles y 5 merluzas.
 - Los reclutas de merluza (<20 cm) parecen seguir un ritmo circadiano alimentándose principalmente por la noche y haciendo la digestión a lo largo del día (posiblemente más pegadas al fondo para refugiarse de los predadores)
 - En los individuos mayores de 20 cm y especialmente los mayores de 34 cm este ciclo se pierde en parte al consumir presas con un peso/volumen mayor a la tasa diaria de evacuación gástrica, con lo que tardan más de 24 h en hacer la digestión. Sin embargo, hasta los 35 cm sí parece que sigue existiendo una tendencia a alimentarse durante la noche, o al menos antes del amanecer.
-

8.1 Descripción general de la dieta. Evolución de la alimentación a lo largo de la ontogenia de la merluza

- La merluza europea es una especie fundamentalmente ictiófaga desde una talla muy pequeña, encontrándose, en la zona de estudio, un porcentaje en volumen mayor del 50% de peces en la dieta desde los 12-14 cm, alcanzando un 75% en volumen/peso de peces en la dieta a los 20 cm, y el 90% a los 20-25 cm
- Considerando la dieta de la merluza, sin tener en cuenta la talla u otros factores de variación, en el Mar Cantábrico la bacaladilla es su presa principal, pudiéndose considerar como sus presas secundarias el jurel y otros peces indeterminados.
- A lo largo de la ontogenia de la merluza europea de la plataforma norte de la Península Ibérica se aprecian tres fases tróficas principales: i) 9-18 cm: dieta más bentónica con crustáceos y pequeños peces. ii) 18-35 cm: dieta más pelágica con peces pelágicos y mesopelágicos, especialmente la bacaladilla. iii) 35-55/60 cm: principalmente bacaladilla y otros peces de mayor tamaño, con un aumento del número medio de presas.
- Cuando la merluza llega a los 21/22 cm, se produce un incremento en el volumen máximo estomacal que parece relacionado con un aumento en la predación sobre *M. poutassou*, más accesible a las merluzas de esta talla.
- El estudio de la regurgitación y el uso de la vesícula biliar como indicador de este hecho permite evitar una posible fuente de sesgo, evitando la sobrestimación de la incidencia de la vacuidad, y por lo tanto, posibles sesgos en la estimación del volumen estomacal medio y la intensidad de alimentación.
- La incidencia de la regurgitación del contenido estomacal y la vacuidad son significativamente mayores entre los individuos mayores de 40 cm, incrementándose los porcentajes de regurgitados y vacíos entre los individuos mayores de esta talla. El que en ambos casos el aumento coincida con la talla de primera madurez de las hembras en esta zona, sugiere una relación entre ambos factores.
- Respecto a las diferencias sexuales en la intensidad de alimentación se detecta una mayor intensidad en las hembras a partir de aproximadamente los 40 cm, diferencia que podría

explicarse tanto por el diferente coste energético de la puesta, como por el mayor crecimiento de las hembras a partir de esta talla. Estas diferencias no parecen reflejarse en la composición de la dieta que es similar para ambos sexos.

8.2 El ciclo anual: Variación estacional de la dieta

- A tenor de la información disponible sobre la variabilidad en la abundancia estacional de los taxones presa, se observa una relación positiva entre la composición de la dieta y la disponibilidad de presas principales adecuadas para la merluza dentro de cada rango de tallas. En esta adecuación las interrelaciones talla predador talla presa juegan un importante papel.
 - Los reclutas presentan una mayor variabilidad estacional en la composición de su dieta, con mayor consumo de crustáceos en el invierno e incremento de los peces en el resto del año.
 - Entre los individuos juveniles, de 18 a 26 cm, la mayor intensidad de alimentación se produce entre el tercer y el cuarto trimestre, cuando los reclutas de bacaladilla entran en la zona de estudio.
 - Estacionalmente en la merluza mayor de 30-35 cm se detecta una mayor intensidad de alimentación después de la época de puesta (1^{er} trimestre en Galicia-Cantábrico), que también se refleja en una mayor amplitud de dieta, atribuible a la mayor voracidad, la relativa escasez de bacaladilla y la menor selectividad en la búsqueda de presas.
 - Estas tallas de merluza, mayores de 35 cm, se alimentan principalmente de bacaladilla a lo largo de todo el año, presentando por ello una menor amplitud de dieta que los individuos menores.
 - El canibalismo tiene una importancia reducida en la merluza europea en el Mar Cantábrico, superando el 10% del porcentaje en volumen sólo en el segundo trimestre del año entre las merluzas menores de 18 cm.
 - La mayor incidencia del canibalismo se da entre los predadores de 9 a 35 cm, su importancia es escasa durante el invierno, siendo más destacable a partir de la primavera-verano, cuando comienza el reclutamiento anual al fondo.
-

8.3 Variación batimétrica y geográfica de la dieta

- Las variaciones tanto batimétricas como geográficas en la composición de la dieta responden en gran medida a la disponibilidad de las presas por profundidades y sectores geográficos.
- Los reclutas de merluza (9-17 cm) tienen una dieta más ictiófaga en los estratos más someros, mientras que en los más profundos sus presas principales son crustáceos como los eufausiáceos.
- Entre las merluzas juveniles y adultas (>18 cm) la diferenciación batimétrica sólo es clara entre el estrato más somero en el que *T. trachurus* y *S. pilchardus* (los clupeidos) son las presas principales, y el resto de estratos, en los que la predominancia de *M. poutassou* en la dieta hace que ésta sea mucho más uniforme.
- El canibalismo es más frecuente en los estratos y sectores donde más abundan los reclutas de merluza, y entre los propios reclutas con pequeñas diferencias de talla y los juveniles que depredan sobre reclutas. Aún así la máxima importancia en el estrato y sector con más reclutas no pasa del 8%.
- Por sectores geográficos no se aprecian grandes diferencias, siendo la única destacable la presencia de *E. encrasicolus* como presa de las merluzas menores de 18 cm en el Cantábrico oriental, ya que sólo en esta zona y este rango de tallas se puede considerar la anchoa presa principal de la merluza. En el resto de la zona de estudio, Cantábrico Occidental y norte de Galicia la dieta es más carcinófaga, siendo el suprabentos junto con *G. argenteus* las presas principales de las merluzas pequeñas.
- No se encuentra una relación entre profundidad y regurgitación, aparentemente el estrés de la captura, y el cambio de presión de los últimos metros son factores más importantes en la regurgitación del contenido estomacal de la merluza europea.

8.4 Integración de los factores ecológicos que influyen en la dieta de la merluza

- La dieta de la merluza en el Mar Cantábrico y Galicia está determinada principalmente por la talla y la profundidad, con una menor influencia del *Factor Atlántico*, o longitud geográfica, y la estacionalidad.
-

- La influencia del *Factor Atlántico* está claramente relacionada con las concentraciones de reclutas en las bolsas de Galicia y Cabo Peñas, en la zona más occidental del área de estudio.
- Las presas de la merluza en el Cantábrico y Galicia, en función de la talla y la profundidad se pueden clasificar en cinco grandes grupos: i) presas pequeñas de la plataforma interna y media; ii) presas grandes de la plataforma interna y media; iii) presas de la plataforma exterior; iv) presas del borde del talud; y v) la bacaladilla, que por su excepcional importancia en la dieta de la merluza constituye un grupo único y singular.

8.5 Estimación del consumo de la merluza y ciclo diario de alimentación

- Ante la incertidumbre en el crecimiento de la merluza, no es posible establecer la tasa de consumo por edad, ya que aplicando el modelo de crecimiento rápido el consumo aumenta entre un 22% para la edad 0 hasta un 156% para la edad 3 (3+ en el caso del modelo de crecimiento rápido).
 - Las estimaciones en porcentaje del peso del cuerpo presentan importantes diferencias respecto a las edades, sin embargo con cualquiera de los modelos de crecimiento se obtienen tasas diarias de consumo que van de 3.6–3.8 % del peso del cuerpo en los reclutas (edad 0 ó 1 según el modelo de crecimiento) a valores entre 1–1.3% entre las merluzas adultas.
 - Aplicando el modelo de crecimiento lento (Piñeiro & Saínza, 2003) la estimación del consumo de una merluza a lo largo de toda su vida (0–6+) es de 21 kg. Con este modelo una merluza a lo largo de su vida consumiría más de 300 bacaladillas, 30 jureles y 11 merluzas.
 - Aplicando el modelo de crecimiento rápido (de Pontual et al., 2006) el consumo estimado de una merluza a lo largo de toda su vida (0–3+) es de 14 kg. Una merluza, a lo largo de su vida, consumiría más de 150 bacaladillas, unos 15 jureles y 5 merluzas.
 - Los reclutas de merluza (<20 cm) parecen seguir un ritmo circadiano alimentándose principalmente por la noche y haciendo la digestión a lo largo del día (posiblemente más pegadas al fondo para refugiarse de los predadores)
 - En los individuos mayores de 20 cm, y especialmente los mayores de 34 cm, el ciclo se pierde al consumir presas con un peso/volumen mayor que la tasa diaria de evacuación gástrica, con lo que tardan más de 24 h en hacer la digestión. Sin embargo, hasta los 35 cm
-

sí parece que sigue existiendo una tendencia a alimentarse durante la noche, o al menos antes del amanecer.

8.6 Posibles vías de investigación sobre la alimentación de la merluza

En el primer capítulo se citaban las recomendaciones sobre el trabajo a desarrollar en cuanto al estudio de la dieta de la merluza, tomadas de las "Jornadas sobre el estado actual de los conocimientos de las poblaciones de merluza que habitan la plataforma continental atlántica y mediterránea de la Unión Europea con especial atención a la Península Ibérica" (González-Garcés y Pereiro, 1994). Con el presente trabajo se ha tratado de responder, dentro de nuestras posibilidades, a las cuestiones fundamentales planteadas en la citada revisión, y como resultado de este trabajo surgen a su vez otras cuestiones que se deben plantear como las nuevas necesidades de estudio en este campo, entre ellas se pueden mencionar:

- El estudio de la variabilidad interanual de la composición de la dieta, y su relación con la variabilidad interanual en la abundancia de las presas.
 - Estudiar las posibles relaciones entre el canibalismo y la abundancia en el medio tanto de la propia merluza como de otras presas destacables en la dieta de la merluza como son por ejemplo la bacaladilla o el jurel.
 - Los estudios sobre el nivel trófico de la merluza en el Cantábrico se han basado en estudios de su dieta a partir de contenidos estomacales, y los resultados obtenidos con esta metodología dependen en gran medida del detalle utilizado en la determinación de los niveles tróficos inferiores. Para evitar esta incertidumbre es necesario estudiar los niveles tróficos de la merluza a través del análisis de isótopos.
 - Ahora que se ha conseguido el marcado de la merluza, y su estudio en laboratorio se vislumbra viable, es necesario investigar los procesos de evacuación gástrica de la merluza, comprobando de esta forma la validez de los modelos de evacuación gástrica para gádidos utilizados en el presente trabajo.
-

- ABAUNZA, P.; FARIÑA, A.C.; CARRERA, P. 1995. Geographic variations in sexual maturity of the horse mackerel, *Trachurus trachurus*, in the Galician and Cantabrian shelf *Sci. Mar.* **59**(3-4): 211-222.
- ALCÁZAR, J., J. CARRASCO, M. DE LA HOZ, J. ORTEGA Y A. VIZCAÍNO. 1981. Régimen alimenticio de la merluza (*Merluccius merluccius* L.) (*Pisces Gadidae*) del mar Cantábrico. *I Jornadas de Ictiología Ibérica* (León, España).
- ALDENDERFER, M.S. & BLASHFIELD, R.K. 1984. *Cluster Analysis*. Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences, series no. 07-044. Beverly Hills and London: Sage Pubns. 88 pp.
- ALHEIT, J. AND PITCHER, T.J. (eds). 1995. *Hake - Fisheries, ecology and markets*. London: Chapman and Hall. 478 pp.
- ANDERSEN, N.G. 1998. The effect of meal size on gastric evacuation in whiting. *Journal of Fish Biology* **52**, 743-755.
- ANDERSEN, N.G. 1999. The effects of predator size, temperature, and prey characteristics on gastric evacuation in whiting. *Journal of Fish Biology* **54**, 287-301.
- ANDERSEN, N.G. 2001. A gastric evacuation model for three predatory gadoids and implications of using pooled field data of stomach contents to estimate food rations. *Journal of Fish Biology* **59**, 1198-1217.
- ANDERSEN, N.G. & RIIS-VESTERGAARD, J. 2003. The effects of food consumption rate, body size and temperature on net food conversion efficiency in saithe and whiting. *J. Fish. Biol.* **62**(2): 395-412.
- ANDRONOV, V.N. 1987. Daily feeding rhythm and daily rations of Cape Hake *Merluccius capensis* Castelnau in the Namibian area. *Colln scient. Pap. int. Comm SE. Atl. Fish.* **39**-50.
- ANON., 1998. Report of the Working Group on Oceanic Hydrography. 1998. *ICES C.M. 1998/C.8*, 101 pp.
- ASSOROV, V.V. & KALININA, M.I. 1979. Some peculiarities of the feeding habits of Cape hake and South African deep-water hake. *Colln. scient. Pap. Int. Comm SE. Atl. Fich.* **6**: 213-227.
- BAUKOV, A.D. 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. *Transactions of the American Fisheries Society* **65**, 288-289.
- BASFORD, D.J., ELEFTHERIOU, A. AND RAFAELLI, D., 1989. The epifauna of the Northern North Sea (56°-61°N). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **69**: 387-407.
- BERGSTAD, O.A. 1991. Distribution and trophic ecology of some fish of the Norwegian Deep. I. Accounts of individual species. *Sarsia* **75**: 269-313.
- BERTIGNAC, M. 2004. A preliminary simulation study of the implications of possible changes in growth on the assessment of Northern stock of Hake and management advice. *Working Document for the ICES WGHMM, Gijón*. 18 pp.
- BLACKBURN, T.M., J.H. LAWTON, AND J.N. PERRY. 1992. A method of estimating the slope of upper bounds of plots of body size and abundance in natural animal assemblages. *Oikos* **65**, 107-112.
- BOTAS, J.A., FERNÁNDEZ, E. AND ANADON, R. 1990. A persistent upwelling off the central Cantabrian coast (Bay of Biscay). *Estua. coastal Shelf Sci.* **30**: 185-99.
- BOWEN, S. H. 1983. Quantitative description of the diet. In *Fisheries Techniques*. L.A. Nielsen et D.L. Johnson Ed.: 325-336. American Fisheries Soc., Maryland, U.S.A.
- BOWERING, W.R. & LILLY, G.R. 1992. Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) off southern Labrador and northeastern Newfoundland (Northwest Atlantic) feed primarily on capelin (*Mallotus villosus*). *Neth. J. Sea Res.* **29** (1-2): 211-222.
- BOWMAN, R.E. 1982. Preliminary evaluation of the results of analysis of the stomach contents of silver hake (*Merluccius bilinearis*) aboard ship and in the laboratory ashore. *Us Dept. Comm., NOAA, Natl. Mar. Fish. Serv., Northeast Fish. Center, Woods Hole Lab. Ref. Doc. Num.* 82-25, 13 pp.
- BOWMAN, R.E. 1984. Food of silver hake, *Merluccius bilinearis*. *Fishery Bulletin* **82**(1): 21-35.
- BOWMAN, R.E. 1986. Effect of regurgitation on stomach content data of marine fishes. *Environmental Biology of fishes Vol. 16 No. 1-3*: 171-181.
- BOWMAN, R.E. & BOWMAN, E.W. 1980. Diurnal variation in the feeding intensity and catchability of silver hake (*Merluccius bilinearis*). *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **37**(1): 1565-1572.
- BOWMAN, T. E. & ABELE, L. G., 1982. Classification of the Recent Crustacea. In: *The Biology of Crustacea, Vol. 1. Systematics, the fossil record, and biogeography*. Ed. L.G. Abele. New York, Academic Press, pp. 1-27.
- BOZZANO, A.; RECASENS, L. & SARTOR, P. 1997. Diet of the European hake *Merluccius merluccius* (Pisces: Merlucciidae) in the Western Mediterranean (Gulf of Lions). *Scientia Marina*, **61**, 1-8.
- BRAY, J.R. & CURTIS, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* **27**: 325-349.
- BROMLEY, P.J. 1994. The role of gastric evacuation experiments in quantifying the feeding rates of predatory fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **4**, 36-66.
- BULL, B.; LIVINGSTON, M.E.; HURST, R. AND BAGLEY, N. 2001. Upper-slope fish communities on the Chatham Rise, New Zealand, 1992-99. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **35**: 795-815.

- BURLEY, C. C. AND VIGG, S. 1989. A method for direct measurement of the maximum volume of fish stomachs or digestive tracts. *J. Fish. Biol.* **34**, 707-714.
- CABRAL, H.N., AND MURTA, A.G. 2002. The diet of blue whiting, hake, horse mackerel and mackerel off Portugal. *J. App. Ichthyol.*, **18**, 14-23.
- CARPENTIERI, P.; COLLOCA, F. GENTILONI, P.; BELLUSCIO, A. & ARIZZONE, G.D. 2000. Ecología trófica di *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758) nel mar Tirreno centrale. *Biol. Mar. Medit.* **7**(1): 798-801.
- CARPENTIERI, P.; COLLOCA, F. GENTILONI, P.; BELLUSCIO, A. & ARIZZONE, G.D. 2005. Feeding habits of European hake (*Merluccius merluccius*) in the central Mediterranean Sea. *Fish. Bull.* **103**(2): 411-416.
- CARRERA, P.; MEIXIDE, M.; PORTEIRO, C. & MIQUEL, J. 2001. Study of blue whiting movements around the Bay of Biscay using acoustic methods. *Fish. Res.* **50**: 151-161.
- CARRERA, P., AND PORTEIRO, C. 2003. Stock dynamic of the Iberian sardine (*Sardina pilchardus*, W.) and its implication on the fishery off Galicia (NW Spain). *Sci. Mar.* **67** (Suppl. 1): 245-258.
- CARTES, J.E.; REY, J.; LLORIS, D. & GIL DE SOLA, L.. 2004. Influence of environmental variables on the feeding and diet of European hake (*Merluccius merluccius*) on the Mediterranean Iberian coasts. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **84**, 831-835.
- CASAS, J.M. AND PAZ, J. 1996. Recent changes in the feeding of cod (*Gadus morhua*) off the Flemish Cap, Newfoundland 1989-1993. *ICES Journal of Marine Science*, **53**(5): 750-757.
- CASEY, J. & PEREIRO, J. 1995. *European hake (M. merluccius) in the North-east Atlantic*. In: *Hake: Biology, fisheries and markets*. Alheit, J. & Pitcher, T.J. Ed.: 125-147. Fish and Fisheries series. Chapman & Hall, London
- CHRISTENSEN, V, C.J. WALTERS AND D. PAULY. 2005. *Ecopath with Ecosim: a User's Guide*. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver. Nov. 2005 edition, 154 p.
- CISTERNAS, R., 1867. *Catálogo de los peces comestibles que se crían en las costas del Mediterráneo y en los ríos y lagos de la provincia de Valencia*. Valencia, Imprenta de D. José Mateu Garín.
- CLARKE KR, WARWICK RM. 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. *Plymouth Marine Laboratory*.
- COLWELL, R. K. AND FUTUYAMA, D.J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*. **52**(4): 567-576.
- CORNIDE, J., 1788. Ensayo de una historia de los peces y otras producciones marinas de la costa de Galicia, arreglado al sistema del caballero Carlos Linneo con un tratado de las diversas pescas y de las redes y aparejos con que se practican. Hist. Peces Galicia i-xxxviii: 1-263 pp.
- COROMINAS, J., 1987. Diccionario crítico etimológico castellano e. hispánico / por Joan Corominas, con la colaboración de José A. Pascual. Gredos. Madrid.
- COUCH, J. 1864. *Fishes of the British Islands*. London
- CRAEYMEERSCH, J.A.; PIET, G.J.; RIJNSDORP, A.D., & BUIJS, J. 2000. Distribution of macrofauna in relation to the micro-distribution of trawling effort. En: *Effects of fishing on non-target species and habitats. Biological, conservation and socio-economic issues*. Kaiser & de Grood, eds: Blackwell Sci. Chpt.. 12, 187-197.
- CRESPO, J., Y R. PONCE., 2003. Nombres vernáculos y científicos de organismos marinos. *Instituto Español de Oceanografía*. Madrid. 726 pp.
- DAAN, N., 1973. A quantitative analysis of the food intake of the North Sea cod, *Gadus morhua*. *Netherlands Journal of Sea Research* **8**: 27-48.
- DE PONTUAL, H.; BERTIGNAC, M.; BATTAGLIA, A.; BAVOUZET, G.; MOGUEDET, P. AND GROISON, A.L. 2003. A pilot tagging experiment on European hake (*Merluccius merluccius*): methodology and preliminary results. *ICES Journal of Science*. **60**: 1318-1327.
- DE PONTUAL, H.; GROISON, A.L.; PIÑEIRO, C. AND OGOR, A., 2004. Do we underestimate growth of European hake (*Merluccius merluccius*)? *3rd International Symposium on Fish Otolith Research and Application, 11-16 July 2004*, Townsville, Australia
- DE PONTUAL, H.; GROISON, A.L.; PIÑEIRO, C. AND BERTIGNAC, M. 2006. Evidence of underestimation of European hake growth in the Bay of Biscay and the relationship with bias in the agreed ageing method. *ICES J. mar. Sci.* **63**: in press.
- DOS SANTOS, J. AND S. FALK-PETERSEN, 1989. Feeding ecology of cod (*Gadus morhua* L.) in Balfjord and Ullsfjord, northern Norway, 1982-1983. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* **45**: 190-199.
- DOS SANTOS, J., AND JOBLING, M. 1995. Test of a food consumption model for the Atlantic cod. *ICES J. mar. Sci.* **52**, 209-219.
- DRAPER, N. AND SMITH, H. 1981. *Applied regression analysis*. 2nd ed. John Wiley & Sons, New York, NY. 407 p.
- DU BUIT, M.H., 1996. Diet of hake (*Merluccius merluccius*) in the Celtic Sea. *Fisheries Research* **28**, 381-394.
- DURBIN, E.G.; DURBIN, A.G.; LANGTON, R.W. & BOWMAN, R.E. 1983. Stomach contents of silver hake, *Merluccius bilinearis*, and Atlantic cod, *Gadus morhua*, and estimation of their daily rations. *Fishery Bulletin* **81**(3): 437-454.
- EFRON, B. AND TIBSHIRANI, R. 1986. Bootstrap methods for standard errors, confidence intervals and other measures of statistical accuracy. *Stat. Sci.* **1**, 54-77
- EGGERS, D.M. 1977. Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* **34**, 290-294.
- EHRENBAUM, E. 1910. *Der Seehecht*. Der Fischerbote Nr. 1. 1910.
- ELLIOT, J.M. AND PERSSON, L. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *Journal of Animal Ecology* **47**, 977-991.
- FALCIAI, L. & R. MINERVINI, 1995. *Crustáceos Decápodos de Europa*, Omega, 299 pp.

- FARIÑA, A.C. 1983. Age and growth of the Galician Shelf horse mackerel (*Trachurus trachurus* L.) *ICES C.M.* 1983/G:26, 11 pp.
- FARIÑA, A.C. & PEREIRO, F.J., 1995. Distribution and abundance of molluscs and decapod crustaceans in trawl samples from the Galician shelf. *ICES Mar. Sci. Symp.*, **199**, 189-199.
- FIELD, J.G.; CLARK, K. R. & R. M. WARWICK. 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology—Progress Series*, **8**: 37-52.
- FISCHER-PIETTE, E. 1938. Sur le caractère meridional du bios intercotidal du golfe de Gascogne. *Comp. Rend. Somm. Séanc. Soc. Biogeogr.*, **15**: 61-65.
- FLOETER, S.R.; FERREIRA, C.E.L.; DOMINICI-AROSEMENA, A. AND ZALMON, I R. 2004. Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *J. Fish Biol.* **64** (6): 1680-1699.
- FRAGA, F. 1989. Circulación de las masas de agua en el Golfo de Vizcaya. *Oceanografía del Golfo de Vizcaya*. Servicio Editorial de la Universidad del País Vasco. San Sebastián: 9-22.
- FRANCIS, R.C. 1983. Population and trophic dynamics of Pacific hake (*Merluccius productus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **40**(11): 1925-1943.
- FREIRE, J.; GONZALEZ-GURRIARAN, E.; OLASO, I. & FERNANDEZ, L., 1991. Análisis geoestadístico de la distribución espacial de Plesionika heterocarpus y Solenocera membranacea (Crustacea: Decapoda) en la plataforma continental de Galicia (NW España). *Bol. Inst. Esp. Ocean.*, **7** (2): 79-88.
- FREIRE, J.; GONZALEZ-GURRIARAN, E. & OLASO, I., 1992. Spatial distribution of *Munida intermedia* and *M. sarsi* (Crustacea: Anomura) on the Galician Continental Shelf (NW Spain): application of geostatistical analysis. *Est. Cost. Shelf Sci.*, **35**, 637-648.
- FROGLIA, C., 1973. Osservazioni sull'alimentazione del merluzzo (*Merluccius merluccius* L.) del Medio Adriatico. In *Atti V Congresso Naz. Soc. It. Biol. Mar.*, p. 327-341.
- FROVIN, R., FIÚZA, A.F.G., ÂMBAR, I. AND BOYD, T.J. 1990. Observations of a poleward surface current of the coasts of Portugal and Spain during winter. *J. geophys. Res.* **95**: 679-91.
- GAMITO, S. 1997 Application of canonical correspondence analysis to environmental and benthic macrofauna data of four sites in the Ria Formosa (Portugal). *Publicaciones Especiales Instituto Espanol de Oceanografía*, **23**: 41-52.
- GARCÍA-RODRÍGUEZ, M. Y A. ESTEBAN, 1995. Algunos aspectos sobre la biología y pesca de la merluza mediterránea *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758) en la Bahía de Santa Pola (sureste de la península Ibérica). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **11** (1): 3-25.
- GARRISON, L.P. & LINK, J.S. 2000. Diets of five hake species in the northeast United States continental shelf ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **204**: 243-255.
- GEORGE, E. L. & HADLEY, W.L. 1979. Food and habitat partitioning between rock bass (*Ambloplites rupestris*) and smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) young of the year. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **108**, 253-261.
- GIL, J. AND SÁNCHEZ, R. 2001. The importance of the main external driving agents in the Bay of Biscay hydrographic changes. In *Océanographie du golfe de Gascogne. VII^e Colloq. Int., Biarritz, 4-6 avril 2000. Ed. Ifremer, Actes Colloq.*, **31**: 43-48.
- GONZÁLEZ, R., I. OLASO & P. PEREDA. 1985. Contribución al conocimiento de la alimentación de la merluza (*Merluccius merluccius* L.) en la plataforma continental de Galicia y el Cantábrico. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **29** (1-3), 211-222.
- GONZÁLEZ-GARCÉS, A. Y F.J. PEREIRO. 1994. Estado actual de los conocimientos de las poblaciones de merluza que habitan la plataforma continental atlántica y mediterránea de la Unión Europea con especial atención a la Península Ibérica. *Publicación privada*, pp. 327.
- GONZÁLEZ-GURRIARÁN, E. Y OLASO, I. 1987. Cambios estacionales y temporales de los crustáceos decápodos de la plataforma Continental de Galicia (NW de España). *Inv. Pesq.*, **51** (Supl. 1): 323-341.
- GORDOA, A. AND MACPHERSON, E. 1991. Diurnal variation in the feeding activity and catch rate of cape hake (*Merluccius capensis* and *M. paradoxus*) off Namibia. *Fish. Res.* **12**: 299-305.
- GUERRA, A., 1992. *Mollusca, Cephalopoda*. En: *Fauna Ibérica*, vol.1. RAMOS, M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 327p., 12 h. lám.
- GUICHET, R. 1995. The diet of European Hake (*Merluccius merluccius*) in the northern part of the Bay of Biscay. *ICES J. mar. Sci.* **52**, 21-31.
- GÜNTHER, A. 1887. Report on the Deep-sea Fishes collected by H. M. S. Challenger during the years 1873-76. *Challenger Reports, Zool.*, **22**: lxx + 268.
- GUTIÉRREZ-ZABALA, J. L., F. VELASCO, Y OLASO, I. 2001. Alimentación de veintuna especies de peces demersales de la división VIIIc del CIEM. Otoños de 1994 y 1995. *Inst. Esp. Oceanogr. Datos y Resúm.*, **16**: 61 p.
- GWYTHYR, D. & GROVE, D.J. 1981. Gastric emptying in *Limanda limanda* (L.) and the return of appetite. *Journal of Fish Biology* **18**: 245-259.
- HE, P. 1993. Swimming speeds of marine fish in relation to fishing gears. *ICES Mar. Symp.*, **196**: 183-189.
- HELLAWELL, J.M. 1971. The autecology of chub, *Squalis cephalus* (L.), of the River Lugg and Afon Llynfi. III. Diet and feeding habits. *Freshwater Biology* **1**, 369-387.
- HELLAWELL, J.M. 1972. The growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* (L.), of the River Lugg, Herefordshire. *J. Fish Biol.* **4**, 469-486.
- HALL, S.J.; RAFAELLI, D.; BASFORD, D.J.; ROBERTSON, M. R., AND FRYER, R. 1990. The feeding relationships of the larger fish species in a Scottish sea loch. *J. Fish Biol.* **37**, 775-791.
- HARRIS, T., 1950. Regression using minimum absolute deviations. *The American Statistician* **4**: 14-15.
- HICKLING, C.F., 1927. The Natural History of the Hake.- Parts I and II. Fishery Investigations, Series II., Vol. X., No. 2, 79 pp.

- HILBORN, R. & C.J. WALTERS, 1992. *Quantitative fisheries stock assessment. Choice, dynamics and uncertainty*. Chapman and Hall, New York, London, 570 pp.
- HILL, M.O., 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* **54**, 427-32.
- HISLOP, J. R. G., ROBB, A. P., BELL, M. A., AND ARMSTRONG, D.W. 1991. The diet and food consumption of whiting (*Merlangius merlangus*) in the North Sea. *ICES J. mar. Sci.*, **48**: 139-156.
- HOLTHUYS, L. B., 1980. FAO species catalogue, Vol. 1. Shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fish. Synop.*, núm. **125**, Vol. 1, 271 pp.
- HORN, H.S. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *Am. Natur.* **100**: 419-424.
- HUREAU, J.C. 1970. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **68** (1391): 1-250.
- HYSLOP, E. J. 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* **17**, 411-429.
- IBÁÑEZ, M. 1990. El Golfo de Vizcaya: Meridionalización "versus" continentalización. *Bentos*, **6**: 491-501.
- ICES. 2001. Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management and Advisory Committee on Ecosystems, 2001. ICES Advice. Volume 1, Number 2. XX pp.
- ICES, 2002. Report of the Working Group on the Assessment of Southern Shelf Demersal Stocks. ICES CM 2002/ACFM:5, 981 pp.
- ICES, 2005. Report of the Working Group on the Assessment of Hake, Monk and Megrim. 10-19 May 2005, Lisbon Portugal. ICES CM 2006/ACFM:01, 880 pp.
- IGME. 1982. *Mapa geológico de la plataforma continental española y zonas adyacentes, escala 1:200 000. Memoria y hojas*. Ed. Servicio de Publicaciones del Ministerio de Industria y Energía. Madrid
- INADA, T., 1981. Studies on the Merlucciid fishes. *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.* **18**, 172 pp.
- INGLE, R. W. 1980. *British Crabs*. British Museum (Natural History), Oxford University Press. London, 222 pp.
- INGLE, R. W. 1993. *Hermit Crabs of the Northeastern Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea*. Chapman & Hall (Natural History Museum Publications). London, 495 pp.
- JOBLING, M. 1981. Mathematical models of gastric emptying and the estimation of daily rates of food consumption for fish. *Journal of Fish Biology* **19**, 245-257.
- JOBLING, M. 1986. Mythical models of gastric emptying and implications for food consumption studies. *Environmental Biology of Fishes* **16**, 51-58.
- JOBLING, M.; GWYTHYR, D. & GROVE, D. J. 1977. Some effects of temperature, meal size and body weight on gastric evacuation time in the dab *Limanda limanda* (L.). *J. Fish Biol.* **10**, 291-298.
- JONES, R. 1974. The rate of elimination of food from the stomachs of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*), cod (*Gadus morhua*) and whiting (*Merlangius merlangus*). *J. Cons. int. Explor. Mer.* **35**, 225-243.
- JONES, R. 1978. Estimates of the food consumption of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and cod (*Gadus morhua*). *J. Cons. Int. Explor. Mer.* **38**: 18-37.
- JONGMAN, R.H.G.; TER BRAAK, C.J.F. & VAN TONGEREN, O.F.R. 1987. *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc - Wageningen, The Netherlands, 286 pp.
- JUANES, F. & CONOVER, D.O. 1994. Rapid growth, high feeding rates, and early piscivory in young-of-the-year bluefish (*Pomatomus saltatrix*). *Can. J. Fish. aquat. Sci.* **51**: 1752-1764.
- JUANES, F. & CONOVER, D.O. 1995. Size-structured piscivory: advection and the linkage between predator and prey recruitment in young-of-the-year bluefish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **128**: 287-304.
- KARIYA, T., SHIRAHATA, S. & NAKAMURA, Y. 1982. An experiment to estimate de satiation rate of feeding in fish. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.* **34**, 29-35
- KILONGO, K. & MEHL, 1997. Predation by benguela lake (*Merluccius polli*) on commercially exploited shrimps (*Parapenaeus longirostris* and *Aristeus varidensis* in Angolan waters. *ICES CM1997/GG:02*, 24 pp.
- KIMBALL, D. C. & HELM, W. T. 1971. A method of estimating fish stomach capacity. *Trans. Am. Fish. Soc.* **100**: 572-575.
- KOENKER, R. AND BASSET, G. 1978. Regression quantiles. *Econometrica* **46**: 33-50.
- KOENKER, R. AND GROSJEAN, P., 2004. nlrq: Nonlinear quartile regression. R package version 01-6. <http://www.econ.uiuc.edu/~roger/research/nlrq/nlrq.html>
- KNIGHT, R.L. AND F.J. MARGRAF. 1982. Estimating stomach fullness in fishes. *North American Journal of Fisheries Management* **2**: 413-414.
- KREBS, C.J. 1989. *Ecological methodology*. HarperColins Publishers. New York, 654 pp.
- KRUSKAL, J.B. & M. WISH. 1978. *Multidimensional scaling*. Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences, 07-011. Beverly Hills and London, Sage Publications.
- LABROPOULO, M.; MACHIAS, A. AND TSIMENIDES, N. 1999. Habitat selection and diet of juvenile red porgy, *Parus pagrus* (Linnaeus, 1758). *Fish. Bull.* **97**, 495-507
- LAGARDERE, J.P., 1970. Les crevettes du golfe de Gascogne (Région Sud). *Tethys*, **1**(4): 1023-1048
- LAGARDERE, J.P., 1973. Distribution des décapodes dans le sud du Golfe de Gascogne. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **37**(1) : 77-95
- LAGARDERE, J.P. 1977. Recherches sur le régime alimentaire et le comportement prédateur des décapodes benthique de la pente continentale de l'Atlantique Nord Oriental (Golfe de Gascogne et Maroc). In: *Biology of Benthic Organisms. 11th European Symposium on Marine Biology, Galway, October 1976*. Keegan, B.F.; Ceidgh, P.O. and Boaden, P.J.S. Eds: Oxford, 397-408.

- LARRAÑETA, M.G. 1970. Sobre la alimentación, la madurez sexual y la talla de primera captura de *Merluccius merluccius* (L.). *Inv. Pesq.* **34** (2): pp. 267-280.
- LAUZANNE, L. 1975. Régimes alimentaires d'*Hydrocyon forskalii* (Pisces, Characidae) dans le Lac Tchad et ses tributaires. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Hydrobiol.*, **9** (2): 105-121.
- LAVIN, A., VALDES, L., GIL, J. & MORAL, M., 1998. Seasonal and inter-annual variability in properties of surface water off Santander, Bay of Biscay, 1991-1995. *Oceanologica Acta* **21**(2), 179-189.
- LAVÍN, A., MORENO-VENTAS, X., ABAUNZA, P., AND CABANAS, J.M., 2003. Environmental variability in the Atlantic and Iberian waters and its influence on horse mackerel recruitment. *ICES Marine Science Symposia*, **219**: 403-407.
- LE CANN, B. & PINGREE R. 1995. Circulation dans le golfe de Gascogne: une revue de travaux récents *Golfe de Gascogne IV Colloque Internationale, Actes IV. ...*, 1995
- LE DANOIS, E. 1920. Le Merlu, résumé pratique de nos connaissances sur ce poisson. Notes et Mém. *Off. Sci. Techn. Pêches marit.*, 2 p.
- LE LOC'H, F. & HILY, C. 2005. Stable carbon and nitrogen isotope analysis of *Nephrops norvegicus* / *Merluccius merluccius* fishing grounds in the Bay of Biscay (Northeast Atlantic). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **62**(1): pp. 123-132.
- LEGENDRE, L., & LEGENDRE, P. 1998 *Numerical ecology*. 2nd English edition. Elsevier Scientific, Amsterdam. 853 pp.
- LILLY, G.R. AND FLEMING, A.M., 1981. Size relationships in predation by Atlantic cod, *Gadus morhua*, on capelin, *Mallotus villosus*, and sand lance, *Ammodytes dubius*, in the Newfoundland area. *NAFO Sci. Coun. Stud.* **1**: 41-45.
- LIMA, S. L., AND L. M. DILL. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation. *Canadian Journal of Zoology* **68**: 619-640.
- LINK, J.S. AND GARRISON, L.P. 2002. Trophic ecology of Atlantic cod *Gadus morhua* on the northeast US continental shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **227**: 109-123.
- LINK, J.S.; BOLLES, K; AND MILLIKEN, C.G. 2002 The feeding ecology of flatfish in the Northwest Atlantic. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **30**: 1-17.
- LIVINGSTON, P.A. BAILEY, K.M. 1985. Trophic role of the Pacific Whiting, *Merluccius productus*. *Marine Fisheries Review* **47**(2): 16-22.
- LLORIS, D.; MATAILLANAS, J. Y OLIVER, P. 2003. Merluzas del mundo (Familia Merlucciidae). Catálogo comentado e ilustrado de las merluzas conocidas. *FAO Catálogo de Especies para los Fines de la Pesca*. No. 2. Roma, FAO. 2003. 57 pp. 12 Colour plates.
- LOZANO REY, L. 1947. *Peces Ganoideos y Fisóstomos*. Mem. R. Ac. Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Tomos I-IV.
- LUNDY, C.J.; RICO, C.; AND HEWITT, G.M. 2000. Temporal and spatial genetic variation in spawning grounds of European hake (*Merluccius merluccius*) in the Bay of Biscay. *Molecular Ecology*, **9**, 2067-2079.
- MACDONALD, J. S., AND R. H. GREEN. 1983. Redundancy of variables used to describe importance of prey species in fish diets. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 635-637.
- MACKIE, A.S.Y.; PARMITER, C; & TONG, L.K.Y. 1997. Distribution and diversity of Polychaeta in the southern Irish Sea. *Bulletin of Marine Science*, **60**(2): 467-481.
- MACPHERSON, E. 1977. Estudio sobre las relaciones tróficas en peces bentónicas de la costa catalana. Tesis Univ. Barcelona.
- MACPHERSON, E. 1981. Resource Partitioning in a Mediterranean Demersal Fish Community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **4**, 183-193.
- MACPHERSON, E. 1985. Daily ration and feeding periodicity of some fishes off the coast of Namibia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **26**(3): 253-260.
- MACPHERSON, E; DUARTE, CM. 1991 Bathymetric trends in demersal fish size: Is there a general relationship? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **71**(2): 103-112.
- MACPHERSON, E. AND GORDOA, A. 1994. Effect of prey densities on cannibalism in Cape hake (*Merluccius capensis*) off Namibia. *Mar. Biol.* **119**(1): 145 - 149.
- MARTINEZ, J. Y ADARRAGA, I., 2001. Distribución batimétrica de comunidades macrobentónicas de sustrato blando en la plataforma continental de Guipúzcoa (golfo de Vizcaya). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, **17**(1-2): 33-48
- MAS-RIERA, J. 1991. Changes during growth in the retinal structure of three hake species, *Merluccius* spp. (Teleostei: Gadiformes), in relation to their depth distribution and feeding. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **152**: 91-104.
- MAUCHLINE, J. 1984. *Euphausiid, Stomatopod and Leptostracan Crustaceans*. The Linnean Society of London and the Stuarine and Brackish-Water Sciences Association. London, 91 pp.
- MAYNOU, F.; CARTES, J.E. 1997. Field estimation of daily ration in deep-sea shrimp *Aristeus antennatus* (Crustacea: Decapoda) in the western Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **153**: 191-196.
- MEDIALDEA, T; REY, J. Y DÍAZ DEL RIO, V. 1987. Morfología y facies de la plataforma cantábrica. En: *Actas VII Reunión sobre el Cuaternario*. Ed. Aequa. Santander. 231 pp.
- MILLS, R.L.; READY, R.C.; JAHNCKE, M.; HANGER, C.R. AND TROWBRIDGE, C. 1984. A gastric evacuation model for young yellow perch, *Perca flavescens*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **41**, 513-518.
- MITTELBACH, G.G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by Bluegills. *Ecology* **62**(5): 1370-1386.
- MITTELBACH, G.G.; AND PERSSON, L. 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**: 1454-1465.
- MODDE, T. AND ROSS, S. T. 1983. Trophic relationships of fishes occurring within a surf zone habitat in the Northern Gulf of Mexico. *Northeast Gulf Science*, **6**(2): 109-120.
- MOLINA, R., 1972. Contribución al estudio del Upwelling frente a la Costa Noroccidental de la Península Ibérica. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **152**: 1-39.

- MURUA, H.; MOTOS, L.; AND MARRALE, D. 1996. Reproductive Modality and Batch Fecundity of the European Hake, *Merluccius merluccius*. *ICES CM1996/G:40*.
- NOUVEL, H. 1950. Fiches Nos. 18-27. *Fiches d'identification du Zooplankton. Conseil international pour l'exploration de la mer*.
- OKSANEN, J., KINDT, R., LEGENDRE, P. & O'HARA, R.B. (2006). *vegan: Community Ecology Package version 1.8-3*. <http://cran.r-project.org/>
- OLASO, I. 1990. Distribución y abundancia del megabentos invertebrado en fondos de la plataforma cantábrica. *Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr.* n° 5, 128 pp.
- OLASO, I. 1994. Posición trófica de la merluza en la plataforma cantábrica. En: *Estado actual de los conocimientos de las poblaciones de merluza que habitan la plataforma continental atlántica mediterránea de la Península Ibérica*. González-Garcés, A y F.J. Pereiro eds.: 193-206. Publicación privada.
- OLASO, I.; F. SÁNCHEZ & C.G. PIÑEIRO. 1994. Influence of anchovy and blue whiting in the feeding of Northern Spain hake. *ICES C.M.* 1994/P:9.
- ORSI-RELINI, L.; ZAMBONI, A.; FIORENTINO, R. & RELINI, G. 1997. Vulnerabilità luce-dipendente del nasello (*Merluccius merluccius*) giovanile. *Biologia Marina Mediterranea*. **4**, 262-268.
- ORTEA, J., 1977. *Moluscos marinos gasterópodos y bivalvos del litoral asturiano entre Ribadesella y Ribadeo con especial atención a la subclase Opisthobranchios*. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo, 539 pp.
- PAPACONSTANTINOU, P & CARAGITSOV, E. 1987. The Food of hake (*Merluccius merluccius*) in Greek seas. *Vie Milieu* **37**(2): 77-83.
- PAULY, D. 1994. *On the sex of fish and the gender of scientist: essays in fisheries science*. Fish and Fisheries series. Chapman and Hall, London. 264 pp.
- PAYNE, A.I.L.; ROSE, B. & LESLIE, R.W. 1987. Feeding of hake and a first attempt at determining their trophic role in the South African west coast marine environment. *S. Afr. J. mar. Sci.* **5**: 471-501.
- PENNANT, T. 1769. *British zoology*. 4 vols. Chester. British Zool.
- PENNINGTON, M., 1985. Estimating the average food consumption by fish in the field from stomach contents data. *Dana* **5**: 81-86.
- PEREDA, P., R. GONZÁLEZ & I. OLASO. 1981. Studies on the feeding of the southern stock of hake (*Merluccius merluccius* L.): First results. *ICES C.M.* 1981/G:26.
- PEREDA, P. Y VILLAMOR, B. 1991. Relaciones biométricas en peces de la plataforma cantábrica. *Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr.* n° 92: 39 pp.
- PEREIRO, F.J. Y FERNÁNDEZ, A. 1983. Relación entre las edades y la profundidad, e índices y áreas de reclutamiento de la merluza, en Galicia y aguas adyacentes. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **1**(1): 45-54.
- PÉREZ, N.; Y PEREIRO, F.J. 1985. Aspectos de la reproducción de la merluza (*Merluccius merluccius* L.) de la plataforma gallega y cantábrica. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, **2**(3): 39-47.
- PILLAR, S.C. AND BARANGE, M. 1995. Diel feeding periodicity, daily ration and vertical migration of juvenile Cape hake off the west coast of South Africa. *J. Fish. Biol.* **47**: 753-768.
- PILLAR, S.C. AND BARANGE, M. 1997. Diel variability in bottom trawl catches and feeding activity of the Cape hakes off the west coast of South Africa. *ICES J. mar. Sci.* **54**: 485-499.
- PINGREE, R.D. AND LE CANN, B. 1990. Structure, strength and seasonality of the slope currents in the Bay of Biscay region. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **70**: 857-885.
- PINGREE, R.D. AND LE CANN, B. 1992A. Anticyclonic eddy X91 in the Southern Bay of Biscay, May91 to February91. *J. of Geophys. Research*. **97**: 14353-14367.
- PINGREE, R.D. AND LE CANN, B. 1992B. Three anticyclonic Slope Water Oceanic eDDIES (SWODDIES) in the Southern Bay of Biscay in 1990. *Deep-Sea Research*. **39**(7/8): 1147-1175.
- PINKAS, L.; OLIPHANT, M.S. & I.L.K. IVERSON. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *Fish. Bull.* **152**: 1-105.
- PINNEGAR, J.K.; TRENKEL, V.M.; TIDD, A.N.; DAWSON, W.A. AND DU BUIT, M.H. 2003. Does diet in Celtic Sea fishes reflect prey availability? *Journal of Fish Biology* **63**: 197-212.
- PIÑEIRO, C.G. AND J.J. HUNT. 1989. Comparative study on growth of European hake (*Merluccius merluccius* L.) from southern stock using whole and sectioned otoliths, and length frequency distribution. *ICES C.M.* 1989/G:37.
- PIÑEIRO C., AND SAÍNZA M. 2003. Age estimation, growth and maturity of the European hake, *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758) from Iberian Atlantic waters. *ICES Journal of Marine Science*, **60**: 1-17.
- PIÑEIRO, C.G.; SAÍNZA, M.; LOUREIRO, I. & V. TRUJILLO. 1997. Preliminary results from the application of the new otolith ageing criteria of European Hake (*Merluccius merluccius* L.) from the Southern Stock. *Working Document for the ICES 1997 WGSSDS*. 12 pp.
- PITCHER, T.J. & ALHEIT, J. 1995. *What makes a Hake?* In: Hake: Biology, fisheries and markets. Alheit, J. & Pitcher, T.J. Ed.: 125-147. Fish and Fisheries series. Chapman & Hall, London
- PORTEIRO, C.; CARRERA, P. & MIQUEL, J. 1996. Análisis of Spanish acoustic surveys for sardine, 1991-1993: abundance estimates and inter-annual variability. *ICES Jour. Mar. Sci.* **53**: 429-433.
- PRECIADO, I.; GUTIÉRREZ-ZABALA, J.L.; VELASCO, F. & OLASO, I. 2002. Dieta de otoño de once especies de peces demersales en la plataforma atlántica del sur de Galicia. *Nova Acta Científica Compostelana* **12**: 125-141.
- PRECIADO, I.; VELASCO, F. & OLASO, I. 2006. The role of pelagic fish as forage for the demersal fish community in the southern Bay of Biscay. X Coloquio de Oceanografía del Golfo de Vizcaya.

- PUEENTE, E. 1993. *La pesca artesanal en aguas costeras vascas*. Departamento de Agricultura y Pesca del Gobierno Vasco. Vitoria. 191 p.
- PUNZÓN, A. Y GANCEDO, R.M. 2000. Descripción de las pesquerías artesanales de Cantabria y Asturias (norte de España). *Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr.* **179**: 43 pp.
- QUERO, J.C.; PORCHE, P. & VAYNE, J.J., 2003. *Guide des poissons de l'Atlantique européen*. Delachaux et Niestlé, ed., 465 p.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- REY, J. Y MEDIALDEA, T. 1989. Los sedimentos cuaternarios superficiales del margen continental español. *Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr.*, **3**: 29 pp.
- RICKLEFS, R.E. AND LAU, M. 1980. Bias and dispersion of overlap indices: results of some Monte Carlo simulations. *Ecology* **61**: 1019-1024.
- RIIS-VESTERGAARD, J.; VELASCO, F., HILL, L. & OLASO, I. 2000. Food consumption of European hake (*Merluccius merluccius*) estimated by application of a bioenergetics model: Is the growth of hake underestimated? *ICES C.M.* **2000/Q:12** 12 pp.
- ROBB, A. P. 1981. Observations on the food and diel feeding behaviour of pelagic O-group gadoids in the northern North Sea. *Journal of Fish Biology* **18** (2), 183-194.
- ROBB, A. P. 1992. Changes in the gall bladder of whiting (*Merlangius merlangus*) in relation to recent feeding history. *ICES J. mar. Sci.*, **49**: 41-436.
- ROBLES, R. 1970. La bacaladilla. *Micromesistius poutassou* (Risso, 1810). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **142**: 13 pp.
- RODRÍGUEZ-MARÍN, E. 2002. Los crustáceos decápodos como recurso alimenticio de los peces demersales del Mar Cantábrico. *Tesis Doctoral*. Universidad Complutense de Madrid. 174 pp.
- ROEL, B.A. & MACPHERSON, E. 1988. Feeding of *Merluccius capensis* and *M. paradoxus* off Namibia. *S. Afr. J. mar. Sci.* **6**: 227-243.
- ROLDÁN, M.I.; GARCÍA-MARÍN, J.L.; UTTER, F.M. AND PLA, C. 1998. Population genetic structure of European hake, *Merluccius merluccius*. *Nature* **81**(3): 327-334.
- ROSECCHI, E. et NOUAZE, Y. 1985. Comparaison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, Vol **49** (3 et 4): 111-123.
- SAIZ-SALINAS, J.I. & URKIAGA-ALBERDI J. 1999. Use of faunal indicators for assessing the impact of a port enlargement near Bilbao (Spain). *Environmental Monitoring and Assessment*, **56**: 305-330.
- SÁNCHEZ, F. 1993. Las comunidades de peces de la plataforma del Cantábrico. *Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr.* No. **13**: 137 pp.
- SÁNCHEZ, F. 1994a. Campaña de evaluación de recursos pesqueros demersales 0991. *Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr.* **155**: 51 pp.
- SÁNCHEZ, F. 1994b. Patrones de distribución y abundancia de la merluza en aguas de la plataforma norte de la Península Ibérica. En: *Jornadas sobre el estado de los conocimientos de las poblaciones de merluza que habitan en la plataforma continental Atlántica y Mediterránea de la Unión Europea, con especial atención a la Península Ibérica*. Ed. A. González-Garcés y F.J. Pereiro. Vigo: 255-279.
- SÁNCHEZ, F., AND GIL, J. 1999. Hydrographic mesoscale structures and Poleward Current as a determinant of hake (*Merluccius merluccius*) recruitment in southern Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science*, **57**: 152-170.
- SANCHEZ, F.; GANDARA, F. DE LA; Y GANCEDO, R. 1995. Atlas de los peces demersales de Galicia y el Cantábrico. Otoño 1991-1993. *Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr.* No. **20**: 100 pp.
- SÁNCHEZ, F.; BLANCO, M.; Y GANCEDO, R. 2002. *Atlas de los peces demersales y de los invertebrados de interés comercial de Galicia y el Cantábrico. Otoño 1997-1999*. Instituto Español de Oceanografía, Madrid. 158 pp.
- SÁNCHEZ, F., AND SERRANO, A. 2003. Variability of groundfish communities of the Cantabrian Sea during the 1990s. - *ICES Mar. Sci. Symp.*, **219**: 249-260.
- SÁNCHEZ, R., SÁNCHEZ, F. AND GIL, J. 2003a. The optimal environmental window that controls hake (*Merluccius merluccius*) recruitments in the Cantabrian Sea. *ICES Marine Science Symposia*, **219**: 415-417.
- SANCHEZ, R., SANCHEZ, F., LANDA, J. AND FERNANDEZ, A. 2003b. Influence of oceanographic parameters on recruitment of megrim (*Lepidorhombus whiffiagonis*) and four-spot megrim (*L. boscii*) on the Northern Spanish continental shelf (ICES Division VIIIc). *ICES Marine Science Symposia*, **219**: 400-402.
- SCHARF, F.S.; JUANES, F. & SUTHERLAND, M. 1998. Inferring ecological relationships from the edges of scatter diagrams: comparison of regression techniques. *Ecology* Vol. **79**(2): 448-460.
- SCHARF, F.S.; JUANES, F. & ROUNTREE, R.A. 2000. Predator size - prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **208**: 229-248.
- SERRANO, A; VELASCO, F.; OLASO, I. & SÁNCHEZ, F. 2002. Macrobenthic crustaceans in the diet of demersal fish in the Bay of Biscay in relation to abundance in the environment. *Sarsia* **88**: 36-48
- SERRANO, A.; SANCHEZ, F. & GARCIA-CASTRILLO, G., 2006. Epibenthic communities of trawlable grounds of the Cantabrian sea. *Scientia Marina*, **70**S1, 149-159
- SEYHAN, K.; GROVE, D.J. & KING, J. 1998. Feeding behaviour of whiting, *Merlangius merlangus*, L. in captivity. *Fisheries Research* **34**: 39-45.
- SIH, A. & CHRISTENSEN, B. 2001. Optimal diet theory: When does it work and when does it fail? *Animal Behaviour* **61**: 379-390.
- SILVA, A. 1995. Feeding habits of John Dory, *Zeus faber* (Linnaeus, 1758) off the Portuguese continental coast

- (ICES DIV. IXa). *ICES C.M. 1995/G: 17*. Demersal Fish Committee.
- SMALDON, G., 1979. *British Coastal Shrimps and Prawns*. Synopses of the British Fauna (n. ser.) 15, Academic Press, London, 126 pp.
- SMITH, C. AND REAY, P. 1991. Cannibalism in teleost fish. *Rev. Fish Biol. Fish.* 1: 41-64.
- SMITH, E.P. AND ZARET, T.M. 1982. Bias in estimating niche overlap. *Ecology* 63: 1248-1253.
- SMITT, F. A. 1892. *A History of Scandinavian Fishes*. Part I, 566 pp. P. A. Nordstedt & Söner, Estocolmo.
- SNEATH, P.H.A. & R.R. SOKAL. 1973. *Numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco. 573 p.
- SORBE, J.C., 1984. Contribution a la connaissance des peuplements suprabenthiques neretique Sud-Gascogne. *These d'état. Université de Bordeaux*.
- SORBE, J.C., 1987. Contribución al conocimiento de la biología de los crustáceos decápodos Natantia en la plataforma continental Aquitana (suroeste de Francia). *Cuad. Marisq. Publ. Tec.* 11, 11-30
- STANILAND, I. J.; HART, P. J. & BROMLEY, P. J., 2001. The regurgitation of stomach contents in trawl caught whiting, evidence of a predator size effect. *J. Fish Biol.*, 59, 5: 1430-1432.
- STERGIOU, K.I. & H. FOURTOUNI. 1991. Food habits, ontogenetic diet shift and selectivity in *Zeus faber* Linnaeus, 1758. *J. Fish Biol.*, 39: 589-603.
- STILLWELL, C.E., & N.E. KOHLER. 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration for the shortfin mako (*Isurus paucus*) in the Northwest Atlantic. *Can. J. fish. Aquat. Sci.* 39, 407-414.
- STILLWELL, C.E., AND N.E. KOHLER. 1985. Food and feeding ecology of the swordfish *Xiphias gladius* in the North Atlantic Ocean with estimates of daily ration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 22, 239-247.
- STOBBERUP, K.A. 1992. Food composition and consumption of Chilean hake (*Merluccius gayi gayi* G.) with special reference to cannibalism. *ICES C.M. 1992/G:43*. 15 pp.
- SVETOVIDOV, A.N. 1948. *Gadiformes*. Fauna U.S.S.R., Fishes, 9(2): 222 p., 39 fig., pl. I-lxxii (en ruso, transl. Jerusalem, 1962, 232 pp.).
- TANASICHUK, R.W.; WARE, D.M.; SHAW, W. & MCFARLANE, G.A. 1991. Variations in Diet Dily Ration, and Feeding Periodicity of Pacific Hake (*Merluccius productus*) and Spiny Dogfish (*Squalus acanthias*) off the Lower West Coast of Vancouver Island. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 2118-2128.
- TEMMING, A. AND ANDERSEN, N.G. 1994. Modelling gastric evacuation without meal size as a variable. A model applicable for the estimation of daily ration of cod (*Gadus morhua* L.) in the field. *ICES Journal of Marine Science* 51, 429-438.
- TER BRAAK, C. J. F. & PRENTICE, 1998. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*, 18: 271-314.
- TER BRAAK, C. J. F. & SMILAUER, P. 1998. *CANOCO reference manual and user's guide to CANOCO for Windows: software for canonical community Ordination (Version 4)*, Microcomputer Power (Ithaca, N.Y., USA), 352 pp.
- TER BRAAK, C. J. F. & VERDONSCHOT, P. F. M. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57, 255-289.
- TER BRAAK, C. J. F.; & WIERTZ, J. 1994. On the statistical analysis of vegetation change: a wetland affected by water extraction and soil acidification. *Journal of Vegetation Science*, 5: 361-372.
- THOMPSON, W., 1856 *The natural history of Ireland*, 4. vols. London. Reeve, Benham and Reeve.
- TRENKEL V.M., PINNEGAR J.K., DAWSON W.A., DU BUIT M.H., AND TIDD A.N. 2005. Spatial and temporal structure of predator-prey relationships in the Celtic Sea fish community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 299: 257-268.
- TURESSON, H.; BRÖNMARK, C. & WOLF, A. 2006. Satiation effects in piscivore prey size selection. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 78-85.
- URIARTE, A., PROUZET, P. & VILLAMOR, B. 1996. Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. *Sci. Mar.* 60 (Suppl. 2), 237-255.
- VALEIRAS, X.; SERRANO, A. & ABAD, E., 2006. Spatial distribution patterns and ecology of squat lobsters (Munida, Galatheididae, Crustacea) in the Galician and Cantabrian shelf. *Póster X Symposium on Oceanography of the Bay of Biscay, Vigo*
- VELASCO, F; I. OLASO Y F. DE LA GÁNDARA. 1996. Alimentación de veintidós especies de peces demersales de la división VIIIc del ICES. Otoños de 1992 y 1993. *Inf. Tec. Inst. Esp. Oceanogr.* 164. 62 pp.
- VELASCO, F. AND I. OLASO. 1998a. European Hake *Merluccius merluccius* (L., 1758) feeding in the Cantabrian Sea: seasonal, bathymetric and length variations. *Fisheries Research* 38, 33-44.
- VELASCO, F. AND I. OLASO. 1998b. John dory *Zeus faber* (Linnaeus, 1758) feeding off Galicia and in the Cantabrian Sea: Dietary shifts with size. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 14, 69-79.
- VELASCO, F., AND I. OLASO. 2000. Hake food consumption in the southern Bay of Biscay estimated from a gastric evacuation model. *ICES CM 2000/Q:11*. 15 pp.
- VELASCO, F. & M. QUINTANS. 2000. Feeding habits in pelagic longline fisheries: a new methodological approach applied to swordfish (*Xiphias gladius*) in Central Eastern Atlantic. *ICCAT. Col. Vol. Sci. Pap. Vol. LI*. 10 pp.
- VELASCO, F.; OLASO, I., AND SÁNCHEZ, F. 2001. The role of cephalopods as forage for the demersal fish community in the southern Bay of Biscay. *Fisheries Research* 52, 65-77.
- VILLAMOR, B.; ABAUNZA, P; LUCIO, P. AND PORTEIRO, C. 1997. Distribution and age structure of mackerel (*Scomber scombrus*, L.) and horse mackerel (*Trachurus trachurus*, L.) in the northern coast of Spain, 1989-1994. *Sci. Mar.* 61(3): 345-366.
- WALLACE, R.K., JR. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 110: 72-76.

- WHITEHEAD, P. J., M.-L. BAUCHOT, J.-C. HUREAU, J. NIELSEN & E. TORTONESE, 1986. *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Volume I, II and III. UNESCO. París.
- YANNOULOS, C. 1977. The feeding niche of *Merluccius merluccius* L. and its influence on the length-weight relationships. *Rapp. Comm. inter. Mer Médit.*, **24**, 3pp.
- YARRELL, W. 1836. *A History of British Fishes*. London. 468 pp.
- ZANDER, C.D. 1982. Feeding ecology of littoral gobiid and blennioid fish of the Banyous area (Mediterranean Sea). I Main food and trophic dimension of niche and ecotope. *Vie et Milieu*. **32**: 1-10.
- ZARIQUIEY, R., 1968. *Crustáceos decápodos ibéricos*. Inv. Pesq., **32**: 510 pp.
-

Abaunza et al. (1995)	179	Cisternas (1867)	13
Alcázar et al. (1981)	2, 11, 138	Clarke & Warwick (1994)	49
Aldenderfer & Blashfield (1984)	47	Colwell & Futuyama (1971)	34
Alheit & Pitcher, eds. (1995)	1, 13	Cornide (1788)	13
Andersen & Riis-Vestergaard (2003)	44	Corominas (1987)	5
Andersen (1998)	40	Couch (1864)	1
Andersen (1999)	41, 205, 224	Craeymeersch et al. (2000)	185
Andersen (2001)	40, 41, 205	Crespo y Ponce (2003)	5, 27, 52
Andronov (1987)	206, 228, 239	Daan (1973)	40
Anon. (1998)	202, 203, 239	de Pontual et al. (2003)	10, 108, 175
Assorov & Kalinina (1979)	106	de Pontual et al. (2004)	10, 108, 216, 227
Bajkov (1935)	40, 42, 239	de Pontual et al. (2006)	10, 11, 216, 219, 231, 236
Basford et al. (1989)	199	Dos Santos & Falk-Petersen (1989)	41
Bergstad (1991)	2, 105, 106, 109	Dos Santos & Jobling (1995)	40
Bertignac (2004)	228	Draper & Smith (1981)	45
Blackburn et al. (1992)	44	Du Buit (1996) 2, 97, 102, 104, 106, 109, 111, 116, 223, 224, 225, 253	105, 106, 223, 225
Botas et al. (1990)	18, 180	Durbin et al. (1983)	35, 37, 63
Bowen (1983)	12, 19, 31, 32, 99	Efron & Tibshirani (1986)	240
Bowering & Lilly (1992)	39	Ehrenbaum (1910)	40, 225
Bowman & Abele (1982)	26	Elliot & Persson (1978)	198
Bowman & Bowman (1980)	206	Falciai & Minervini (1995)	197
Bowman (1982)	22	Fariña & Pereiro (1995)	206
Bowman (1984)	50, 105, 106, 112, 113, 139, 228	Fariña (1983)	47, 48, 49
Bowman (1986)	12, 13, 36, 99, 175	Field et al. (1982)	185
Bozzano et al. (1997) 3, 4, 39, 97, 100, 103, 105, 106, 109, 110, 113, 138		Floeter et al. (1984)	17
Bray & Curtis (1957)	47	Fraga (1989)	223, 225
Bromley (1994)	40, 224	Francis (1983)	197
Bull et al. (2001)	185, 195	Freire et al. (1991)	198
Burley & Vigg (1989)	44	Freire et al. (1992)	3
Cabral & Murta (2002)	2, 98	Frogliq (1973)	18
Carpentieri et al. (2000)	99, 102	Frouin et al. (1990)	185
Carpentieri et al. (2005)	106, 109, 110, 111	Gamito (1997)	8
Carrera & Porteiro (2003)	177	García-Rodríguez y Esteban (1995)	185, 187, 195, 196
Carrera et al. (2001)	114, 176	Garrison & Link (2000)	33
Cartes et al. (2004)	3, 4, 111, 223, 224, 225, 228	George & Hadley (1979)	18
Casas & Paz (1996)	41	Gil & Sánchez (1995)	2, 97, 98, 106, 109, 113, 195, 228
Casey & Pereiro (1995)	8	González et al. (1985)	1, 237
Christersen et al. (2005)	230	González-Garcés y Pereiro eds. (1994)	

González-Gurriarán y Olaso (1987)	180	Koenker & Grosjean (2004)	45, 51
Gordoa & Macpherson (1991)	228	Krebs (1989)	34, 35
Guerra (1992)	27	Kruskal & Wish (1978)	47, 48, 49
Guichet & Meriel-Bussy (1970)	178	Labropoulos et al. (1999)	35
Guichet (1995) 2, 3, 97, 102, 104, 105, 106, 109, 111, 116, 117, 253		Lagardere (1970)	197, 198, 199
Günther (1887)	6	Lagardere (1973)	198, 199
Gutiérrez-Zabala et al. (2001)	2	Lagardere (1976)	197, 198
Gwyther & Grove (1981)	101, 115	Larrañeta (1970)	2, 97, 109
Hall et al. (1990)	35	Lauzanne (1975)	33
Harris (1950)	44	Lavín et al. (1998)	202, 203
He (1993)	114	Lavín et al. (2003)	18
Hellawell (1971)	44	Le Cann & Pingree (1995)	17
Hellawell (1972)	44	Le Danois (1920)	2
Hickling (1927) ii, 1, 2, 13, 50, 97, 99, 104, 105, 109, 110, 111, 113, 138, 175, 177, 228		Le Loc'h & Hily (2005)	105
Hilborn & Walters (1992)	201, 227	Legendre & Legendre (1998)	186
Hill (1973)	77	Lilly & Fleming (1981)	39
Hislop et al. (1991)	36, 37, 41	Lima & Dill (1990)	111
Holthuys (1980)	26	Link & Garrison (2002)	196
Horn (1966)	35	Link et al. (2002)	185, 196
Hureau (1970)	33	Livingston & Bailey (1985)	106
Hyslop (1980)	20, 31, 32	Lloris et al. (2003)	1, 6, 7, 8
Ibáñez (1990)	181, 187	Lozano Rey (1947)	5, 6, 12, 13, 243
ICES (2001)	14, 252	Lundy et al. (2000)	9
ICES (2002)	13, 112, 242, 252	MacDonald & Green (1983)	33
ICES (2005)	217, 228, 242	Mackie et al. (1997)	185
IGME (1982)	17	Macpherson & Duarte (1991)	177
Inada (1981)	8, 12	Macpherson & Gordoa (1994)	112
Ingle (1980)	26	Macpherson (1977)	3
Ingle (1993)	26	Macpherson (1981)	3
Jobling (1981)	40, 224	Macpherson (1985)	50, 206
Jobling (1986)	40	Martínez y Adarraga (2001)	196
Jobling et al. (1977)	44	Mas-Riera (1991)	12, 106, 110
Jones (1974)	40, 205	Mauchline (1984)	26
Jones (1978)	225	Maynou & Cartes (1997)	224, 225
Jongman et al. (1987)	185, 186	Medialdea et al. (1987)	17
Juanes & Conover (1994)	107	Mills et al. (1984)	45
Juanes & Conover (1995)	107	Mittelbach & Persson (1998)	107
Kariya et al. (1982)	44	Mittelbach (1981)	107
Kilongo & Mehl (1997)	106, 107, 224	Modde & Ross (1983)	46, 67, 122, 128, 254
Kimball & Helm (1971)	44	Molina (1972)	18, 180
Knight & Margraf (1982)	44	Murua et al. (1996)	11, 113
Koenker & Basset (1978)	44	Nouvel (1950)	26
		Oksanen et al. (2006)	186

Olaso (1990)2, 16, 20, 21, 97, 98, 105, 106, 108, 115, 141, 145, 176, 178, 180, 187, 196	Sánchez & Gil (1999)..... 9
Olaso (1994)..... 2	Sánchez & Serrano (2003)..... 178, 181, 196, 197, 199
Olaso et al. (1994)..... 3, 141	Sánchez (1993)16, 107, 108, 115, 139, 140, 142, 145, 159, 175, 176, 177, 178, 187, 196, 197, 203
Olaso y Rodríguez-Marín (1995)..... 2	Sánchez (1994a)..... 27
Orsi-Relini et al. (1997)..... 228	Sánchez (1994b)..... 196, 197, 199
Ortea (1977)..... 27	Sánchez et al. (1995)..... 159, 179
Papaconstantinou & Caragitsou (1987)..... 100, 106, 109	Sánchez et al. (2002)..... 9, 179, 197, 198
Pauly (1994)..... 11	Sánchez et al. (2003a)..... 9, 18
Payne et al. (1987)..... 99	Sánchez et al. (2003b)..... 18
Pennant (1769)..... 1	Scharf et al. (1998)..... 44, 45, 51, 96, 116, 117
Pennington (1985)..... 40, 42, 225	Scharf et al. (2000)..... 114
Pereda et al. (1981)..... 2	Serrano et al. (2002)..... 2
Pereda y Villamor (1991)..... 89	Serrano et al. (2006)..... 181, 187, 195, 196, 199
Pereiro y Fernández (1983)..... 99, 108, 115, 177, 197, 198	Seyhan et al. (1998)..... 101, 115
Pérez y Pereiro (1985)..... 11, 113, 138	Sih & Christensen (2001)..... 115
Pillar & Barange (1997)..... 206, 225, 228	Silva (1995)..... 47
Pingree & Le Cann (1990)..... 18	Smaldon (1979)..... 26, 199
Pingree & Le Cann (1992a)..... 18	Smith & Reay (1991)..... 111
Pingree & Le Cann (1992b)..... 18	Smith & Zaret (1982)..... 35
Pinkas et al. (1971)..... 33	Smitt (1892)..... 1
Pinnegar et al. (2003)..... 41	Sneath & Sokal (1973)..... 48
Piñeiro & Hunt (1989)..... 89	Sorbe (1984)..... 229
Piñeiro & Saínza (2003)8, 10, 11, 51, 108, 113, 138, 202, 216, 226, 228, 230, 236, 252, 255	Sorbe (1987)..... 197, 199
Piñeiro et al. (1997)..... 40, 45	Staniland et al. (2001)..... 36, 99
Pitcher & Alheit (1995)..... 12	Stergiou & Fortouni (1991)..... 47
Porteiro et al. (1996)..... 177	Stillwell & Kohler (1982)..... 19
Preciado et al. (2002)..... 2, 106	Stillwell & Kohler (1985)..... 19
Preciado et al. (2006)..... 140	Stobberup (1992)..... 50, 105, 106, 112, 223, 225
Puente (1993)..... 15	Svetovidov (1948)..... 6, 7
Punzón y Gancedo (2000)..... 15	Tanasichuk et al. (1991)..... 106, 223, 225, 228
Quero et al. (2003)..... 198	Temming & Andersen (1994)..... 40
R Development Core Team (2005)..... 51, 186, 245	ter Braak & Prentice (1998)..... 186
Rey y Medialdea (1989)..... 17	ter Braak & Smilauer (1998)..... 186
Ricklefs & Lau (1980)..... 35	ter Braak & Verdonschot (1995)..... 185, 186, 188
Riis-Vestergaard et al. (2000)..... 2, 223, 227	ter Braak & Wiertz (1994)..... 186
Robb (1981)..... 196	Thompson (1856)..... 1
Robb (1992)..... 3, 24	Trenkel et al. (2005)..... 140
Robles (1970)..... 89	Tureson et al. (2006)..... 44, 101
Rodríguez-Marín (2002)..... 2, 105, 106, 109	Uriarte et al. (1996)..... 141, 179
Roel & Macpherson (1988)..... 50, 105, 106, 112	Valeiras et al. (2006)..... 199
Roldán et al. (1985)..... 8, 9	Velasco & Olaso (1998a)..... 2, 98, 99, 103, 114, 121, 138
Saiz-Salinas & Urkiaga-Alberdi (1999)..... 185	Velasco & Olaso (1998b)..... 47
	Velasco & Olaso (2000)..... 223, 227

Velasco & Quintans (2000)	19	Whitehead et al. (1986)	6, 7, 8, 26, 115
Velasco et al. (1996)	2	Yannoulos (1977)	3
Velasco et al. (2001)	2	Yarrell (1836)	1
Villamor et al. (1981)	140	Zander (1982)	33
Wallace (1981)	35, 83, 86	Zariquiey (1968)	26

Índice de Figuras

Figura 1.	Curva de crecimiento de Von Bertalanffy para el stock sur de merluza europea. Datos tomados de Piñeiro & Saínza (2003). Las curvas por sexos no se representan en la edad 0 por considerarse la gran mayoría de los individuos indeterminado a esta edad.	10
Figura 2.	Evolución de las capturas de merluza (en miles de toneladas) de la flota española en las divisiones ICES VIIIc y IXa por arte y total; incluyendo las capturas de arrastre en el Golfo de Cádiz desde 1982 y las de enmalle en esta zona desde 1993. Datos tomados de ICES (2002).....	13
Figura 3.	Evolución de las cuotas de captura (TAC en miles de toneladas) fijados por la Unión Europea para la merluza del stock sur y las capturas según los datos de la ACFM (datos tomados de ICES, 2001).....	14
Figura 4.	Localización del área de estudio.....	16
Figura 5.	Ilustración de un trofómetro como el utilizado para la estimación del volumen de los contenidos estomacales.	21
Figura 6.	Curvas de regresión de: A) Volumen medido con el trofómetro respecto al peso. B) Volumen medido con el trofómetro respecto al volumen real medido con probetas (intervalos de confianza del 95%).	21
Figura 7.	Esquema de la metodología de análisis de los contenidos estomacales.	23
Figura 8.	Situación de los lances de muestreo realizados en las campañas entre 1990 y 1996. Todos en el panel superior, por campaña en el inferior (de N90: 1990 a N96:1996) con líneas marcando los límites de los estratos geográficos utilizados.	29
Figura 9.	Situación de los lances realizados en 1993 y 1994 dentro del muestreo en barcos comerciales.	30
Figura 10.	Porcentajes de vacuidad antes (años 1990 a 1992) y después (años 1993 a 1997) de utilizar la vesícula biliar para determinar la regurgitación. Comparación por rangos de talla y para el total de la distribución.	59
Figura 11.	Evolución del porcentaje de estómagos regurgitados por rango de tallas (Estómagos procedentes de barcos comerciales). En el eje superior se muestra el número total de estómagos regurgitados y con alimento en el rango de talla.	60
Figura 12.	Evolución del porcentaje de estómagos vacíos y llenos por rango de talla (estómagos analizados con posterioridad a 1992). En el eje superior se muestra el número total de estómagos en cada rango de tallas...	61
Figura 13.	Evolución del porcentaje de estómagos vacíos y llenos por rango de talla (estómagos analizados con posterioridad a 1992). En el eje superior se muestra el número total de estómagos en cada rango de tallas..	62
Figura 14.	Número de presas y volumen estomacal (cc) medio por individuo y rango de tallas calculados utilizando el factor de corrección de regurgitados. Intervalos de confianza ($\alpha = 0.05$) calculados mediante bootstrap. Los recuadros bajo el eje de abscisas indican las agrupaciones obtenidas mediante los análisis de clasificación jerárquica (ver apartado 3.2.2.6).....	64
Figura 15.	Media del V%BW por individuo y rango de tallas calculados utilizando el factor de corrección de regurgitados. Intervalos de confianza ($\alpha = 0.05$) calculados mediante bootstrap. Los recuadros bajo el eje de abscisas indican las agrupaciones obtenidas mediante los análisis de clasificación jerárquica (ver apartado 3.2.2.6).....	65
Figura 16.	Regresiones segmentadas por cuantiles (0.95 y 0.99) de la repleción máxima (cc) con respecto a la talla y distribución de los puntos utilizados en el ajuste del modelo.....	66
Figura 17.	Sumas de residuos absolutos de los modelos de repleción máxima ajustados a distintas tallas de punto de corte, los círculos marcan el valor mínimo para el punto de corte en 22 cm. a) Cuantil 0.95. b) Cuantil 0.99.	66
Figura 18.	Representación del modelo de regresión segmentada por cuantiles de la repleción máxima transformado en V%BW dividiendo por el peso del individuo.....	67
Figura 19.	Significación de las muestras por rangos de talla. En abscisas el número de taxones presa y familias encontrados frente al número de estómagos con alimento muestreados (N).	68

Figura 20.	Composición de la dieta por rango de talla, arriba datos en porcentaje en número, abajo en porcentaje en volumen. Los trazos debajo del eje de abscisas indican las agrupaciones obtenidas mediante los análisis de clasificación jerárquica (ver apartado 3.2.2.6).....	69
Figura 21.	Dendrogramas con la clasificación de los rangos de talla a partir de la composición de la dieta con datos en número (a) y volumen (b), algoritmo de agrupación UPGMA.....	71
Figura 22.	Representación de las dimensiones resultantes del análisis de MDS-NP con datos en volumen.....	75
Figura 23.	Representación de las dimensiones resultantes del análisis de MDS-NP con datos en número.	76
Figura 24.	Diagramas de Shepard de las ordenaciones de MDS-NP representando la relación entre las disimilitudes originales y las distancias resultantes de la configuración final en y a) volumen y b) número.	76
Figura 25.	Composición de la dieta en porcentaje en volumen de los rangos de talla (cm) resultantes de la ordenación según la composición de la dieta.	81
Figura 26.	Índices de diversidad por rango de talla a partir de las dietas en volumen y en número. Intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap con corrección del sesgo (1 000 replicas).	82
Figura 27.	a) Volumen medio estomacal por rango de tallas y por sexo. b) Intervalos de confianza al 95% (se excluye el rango T70 por contar sólo con 2 machos).	84
Figura 28.	a) V%BW por rango de tallas y por sexo. b) Intervalos de confianza al 95% (se excluye el rango T70 por contar sólo con 2 machos).	85
Figura 29.	a) Variación del volumen medio estomacal por rango de tallas y estado de madurez en los machos. b) Intervalos de confianza al 95%.	87
Figura 30.	a) Variación del volumen medio estomacal por rango de tallas y estado de madurez en las hembras. b) Intervalos de confianza al 95%.	88
Figura 31.	a) Variación del V%BW por rango de tallas y estado de madurez en los machos. b) Intervalos de confianza al 95%.	88
Figura 32.	a) Variación del V%BW por rango de tallas y estado de madurez en las hembras. b) Intervalos de confianza al 95%.	89
Figura 33.	Distribución de las tallas de las presas respecto a las tallas del predador para todos los tipos de presa incluyendo <i>C. macrophthalma</i> , <i>C. conger</i> y <i>E. dentatus</i> por separado.	90
Figura 34.	Regresión entre la talla del predador (L_{pd}) y la talla de la presa (L_{pr}) para todos los tipos de presa. (*) A excepción de <i>C. macrophthalma</i> , <i>C. conger</i> y <i>E. dentatus</i> ; y para los crustáceos presa a excepción de los tres puntos marcados con rombos correspondientes a gambas de profundidad. (En las figuras se muestra el modelo de regresión, R^2 y el número de datos utilizado). El diagrama de cajas horizontal marca la mediana y los cuantiles 0.05, 0.25, 0.75 y 0.95 de la distribución de tallas del predador en que se ha encontrado la presa correspondiente.....	91
Figura 35.	Diagramas de cajas de la distribución de tallas del predador en que se ha encontrado los principales crustáceos presa de la merluza, las marcas indican la mediana y los cuantiles 0.05, 0.25, 0.75 y 0.95. Encima de cada caja se muestra el número de estómagos en que aparece la presa correspondiente.	92
Figura 36.	Regresión entre la talla del predador (L_{pd}) y la talla de la presa (L_{pr}) para el conjunto de todos los peces presa. (*) A excepción de <i>C. macrophthalma</i> , <i>C. conger</i> y <i>E. dentatus</i> ; y para los principales peces presa. Los diagramas de cajas horizontales marcan la mediana y los cuantiles 0.05, 0.25, 0.75 y 0.95 de la distribución de tallas de todos los predadores en que se ha encontrado la presa correspondiente.....	94
Figura 37.	Regresión entre la talla del predador (L_{pd}) y la talla de la presa (L_{pr}) para <i>S. scombrus</i> y <i>S. pilchardus</i> . Los diagramas de cajas horizontales marcan la mediana y los cuantiles 0.05, 0.25, 0.75 y 0.95 de la distribución de tallas de todos los predadores en que se ha encontrado la presa correspondiente.....	95
Figura 38.	Relación entre la talla del predador y la talla máxima de las presas (excluidas las de forma alargada) con los modelos de regresión no lineal por cuantiles para los cuantiles, 0.01, 0.025, 0.975 y 0.99 (los modelos se muestran en la Tabla 27). También se muestra el modelo de regresión no lineal obtenido para el total de las presas (SSQ por resultar de la minimización de la suma de cuadrados, Sección 3.2.4).	96
Figura 39.	Relación tallas predador-tallas peces presa excluidas especies alargadas, y marcando el límite de 21 cm en el que se produce el salto del volumen estomacal máximo.	104

Figura 40.	Modelos de regresión entre la talla de la merluza predador y a) la bacaladilla y b) la merluza presas y en el presente trabajo (Figura 36) y en el Mar celtico (sólo bacaladilla, tomada de Du Buit, 1996) y el norte del Golfo de Vizcaya (tomados de Guichet, 1995).	116
Figura 41.	Variación estacional de la proporción entre estómagos vacíos y llenos por rango de tallas y trimestre. La anchura de las barras verticales es proporcional al tamaño de muestra en el trimestre.	124
Figura 42.	a) Variación del volumen estomacal medio por rango de tallas y trimestre. b) Intervalos de confianza al 95% calculados mediante bootstrap con 1000 iteraciones a partir de los percentiles .025 y .975. (Sólo se incluyen los rangos de talla con 100 o más estómagos muestreados).	126
Figura 43.	a) Media por rango de tallas y trimestre del volumen estomacal en porcentaje del peso del cuerpo (V%BW) y b) Intervalos de confianza al 95%. (Sólo se incluyen los rangos de talla y trimestres con más de 100 estómagos muestreados).	126
Figura 44.	Gráficas de Modde & Ross de representatividad de los rangos de talla por trimestre.	128
Figura 45.	Composición de la dieta en porcentaje en volumen (%V) por trimestres para el rango de tallas de 9 a 17 cm.	130
Figura 46.	Composición de la dieta en porcentaje en volumen (%V) trimestre en los rangos de talla 18-34 cm y 35-69 cm.	132
Figura 47.	Índices de diversidad por trimestre de las dietas en volumen y número a) rango de 18 a 35 cm, b) rango de 35 a 69 cm. Intervalos de confianza al 95% estimados mediante bootstrap con corrección del sesgo (1 000 réplicas).	136
Figura 48.	Mapa con los sectores geográficos utilizados en el estudio de la variación geográfica.	146
Figura 49.	Variación batimétrica de la proporción entre estómagos regurgitados (Regs) y con alimento (Con Alim.) por rango de tallas y estrato. La anchura de las barras verticales es proporcional al tamaño de muestra en el estrato batimétrico. Se representan sólo las combinaciones de rango/estrato con tamaño muestra (n) mayor de 10.	148
Figura 50.	Variación batimétrica de la proporción entre estómagos vacíos y llenos por rango de tallas y estrato. La anchura de las barras verticales es proporcional al tamaño de muestra en el estrato batimétrico. Se representan sólo las combinaciones de rango/estrato con tamaño muestra (n) mayor de 30.	150
Figura 51.	a) Variación batimétrica del volumen estomacal medio por rangos de talla. b) Intervalos de confianza al 95%.	151
Figura 52.	a) Variación batimétrica del V%BW medio por rangos de talla. b) Intervalos de confianza al 95%.	152
Figura 53.	Gráficas de Modde de representatividad de los rangos de talla por estrato de profundidad.	153
Figura 54.	Composición de la dieta en volumen por estrato de profundidad en el rango de tallas de 9 a 17 cm.	154
Figura 55.	Composición de la dieta en volumen por estrato de profundidad en el rango de tallas de 18 a 34 cm.	156
Figura 56.	Composición de la dieta en volumen por estrato de profundidad en el rango de tallas de 35 a 69 cm.	158
Figura 57.	Amplitud de dieta (índice de diversidad de Shannon-Wiener) por estratos de profundidad y rangos de talla a partir de las dietas en volumen.	160
Figura 58.	Amplitud de dieta (índice de diversidad de Shannon-Wiener) por estratos de profundidad y rangos de talla a partir de las dietas en número.	161
Figura 59.	Variación geográfica de la proporción entre estómagos vacíos y llenos por rango de tallas y estrato. La anchura de las barras verticales es proporcional al tamaño de muestra en el sector geográfico.	164
Figura 60.	a) Variación geográfica del volumen estomacal medio por rangos de talla. b) Intervalos de confianza al 95%.	165
Figura 61.	a) Variación geográfica del V%BW medio por rangos de talla. b) Intervalos de confianza al 95%.	165
Figura 62.	Gráficas de Modde de representatividad de los rangos de talla por sector geográfico (Taxones se refiere al taxón mínimo determinado, i.e. puede ser especie o un taxón superior).	166
Figura 63.	Composición de la dieta en volumen por sector geográfico en el rango de tallas de 9 a 17 cm.	168
Figura 64.	Composición de la dieta en volumen por sector geográfico en el rango de tallas de 18 a 34 cm.	168

Figura 65.	Composición de la dieta en volumen por sector geográfico en el rango de tallas de 35 a 69 cm.....	170
Figura 66.	Amplitud de dieta (índice de diversidad de Shannon-Wiener) por sector geográfico y rangos de talla a partir de las dietas en volumen.	172
Figura 67.	Amplitud de dieta (índice de diversidad de Shannon-Wiener) por sector geográfico y rangos de talla a partir de las dietas en número.....	173
Figura 68.	Diagrama de ordenación canónica (RDA) de especies (ver Tabla 60) frente a variables explicativas. Varianza explicada por los ejes: 28.2% de las especies y 90.2% de la relación entre especies y las variables explicativas. Eigenvalues: I: 0.232, II: 0.049; III: 0.010. Significación del test de permutaciones (p) < 0.005.	188
Figura 69.	Diagrama de ordenación canónica (RDA) de especies (ver Figura 68) frente a las variables explicativas. Mostrando los principales grupos de presas marcados en el análisis.....	190
Figura 70.	Distribución en la matriz de abundancias en los estómagos de los taxones presa: <i>M. poutassou</i> , Myctophidae, <i>Pariphaea</i> spp., <i>P. blennoides</i> , <i>G. zoea</i> y <i>D. bonnierii</i> , por los factores talla, estrato batimétrico, sector geográfico y trimestre. La anchura de las barras es proporcional al número de datos.....	191
Figura 71.	Distribución en la matriz de abundancias en los estómagos de los taxones presa: <i>M. merluccius</i> , <i>S. scombrus</i> y <i>T. trachurus</i> por los factores talla, estrato batimétrico, sector geográfico y trimestre. La anchura de las barras es proporcional al número de datos.	192
Figura 72.	Distribución en la matriz de abundancias en los estómagos de los taxones presa: Euphausiacea, <i>G. argenteus</i> y <i>Alloteuthis</i> spp., por los factores talla, estrato batimétrico, sector geográfico y trimestre. La anchura de las barras es proporcional al número de datos.....	193
Figura 73.	Distribución en la matriz de abundancias en los estómagos de los taxones presa: <i>Munida</i> spp., Brachyura, Gádidae indeterminados, por los factores talla, estrato batimétrico, sector geográfico y trimestre. La anchura de las barras es proporcional al número de datos.....	194
Figura 74.	a) Consumo diario de la merluza por edad y trimestre. b) Intervalos de confianza bootstrap al 95%	208
Figura 75.	Distribución por rango de tallas de la bacaladilla en los estómagos de merluza por edad (E) y trimestre (T).....	214
Figura 76.	Distribución por rango de tallas de la merluza y el jurel en los estómagos de merluza por edad (E).	215
Figura 77.	a) Consumo diario de la merluza por edad y trimestre utilizando el modelo de crecimiento a partir del marcado (de Pontual <i>et al.</i> 2006). b) Intervalos de confianza bootstrap al 95%.....	217
Figura 78.	a) Consumo diario de la merluza en porcentaje del peso del cuerpo por edad y trimestre utilizando el modelo de crecimiento a partir del marcado (de Pontual <i>et al.</i> 2006). b) Intervalos de confianza bootstrap al 95%	218
Figura 79.	Distribución por rango de tallas de la bacaladilla, la merluza y el jurel en los estómagos de merluza por edad (E) utilizando el modelo de crecimiento a partir del marcado (de Pontual <i>et al.</i> 2006)	220
Figura 80.	Variación del número de presas en estado de digestión 1, 2 y 3 (gráficas en la fila superior) y variación del número de estómagos llenos y vacíos (gráficas en la fila inferior) por rango de tallas e intervalo horario. Entre paréntesis número de estómagos (llenos y vacíos) observados. La anchura de las barras verticales es proporcional al número de estómagos en la muestra del correspondiente rango horario.	222
Figura 81.-	Comparación de las estimaciones del consumo por edad y trimestre obtenidas con ambos modelos de crecimiento (Piñeiro & Saínza, 2003, de Pontual <i>et al.</i> 2006). Junto a cada punto se muestra la talla media (cm) en la muestra de los individuos de la edad correspondiente.	226
Figura 82.	Comparación entre el consumo diario (media anual) y el peso estomacal medio por talla del predador.	229